

(AUS DER BIOLOGISCHEN STATION LUNZ AM SEE)

KOERPERBAU UND LEBENSWEISE DER LARVE VON *HELODES HAUSMANNI* GREDLER

(Col. *Helodidæ*)

VON

M. BEIER

Wien.

1. Vorkommen und allgemeines Verhalten

Helodès hausmanni Gredler, dessen Larve im folgenden als Typus einer Helodiden-Larve behandelt werden soll, ist eine Art des Alpengebietes. Sie lebt in den Ostalpen vorzugsweise in einer Meereshöhe von 600 m aufwärts und ist im Gebiete von Lunz am See (600 m) die häufigste *Helodes*-Art. Die Larven sind hier regelmässig während des ganzen Sommers in verschiedenen kleinen Bächen und Rheokrenen zu finden. Sie stellen an die Art des Wohngewässers bezüglich dessen Temperatur und chemisch-physikalischer Beschaffenheit keine besonderen Ansprüche, verlangen aber als ausgesprochene Fliesswasserformen eine bestimmte, nicht allzu grosse Strömungsgeschwindigkeit und eine nur geringe Wassertiefe, die im allgemeinen 2 bis 3 cm nicht übersteigen darf. Diese Bedingungen sind vor allem in der Rieselzone von Quellgerinnen gegeben, in welchem Biotop ich die Larven im Gebiete von Lunz in der kalten Schreierbachquelle in der Länd und in der Tuffquelle in der Hinterleiten fand. In Quellbächen mit grösserer Wassertiefe, wie etwa im sommerkalten Schlegelbach oder in der sommerwarmen Tuffquelle des Mayergrabens unterhalb vom Perneck, halten sich die Larven nur in der seichten Uferzone auf. Dasselbe gilt auch für breitere Bäche mit grösserer Strömungsgeschwindigkeit, wie z.B. für den ausgesprochen sommerwarmen Unteren Seebach (Seeausrinn), wo die Larven ausschliesslich in der Uferzone ruhigerer, seichter

Buchten vorkommen. Sie laufen hier ziemlich lebhaft vor allem auf der Unterseite nicht fest aufliegender Steine umher, halten sich aber auch im Moosrasen der Uferzone auf, soweit dieser vom Wasser ständig gespült wird.

Dieses ausschliessliche Vorkommen im seichten Wasser mit relativ schwacher Strömung ist durch das infolge der grossen Luftsäcke ausserordentlich geringe spezifische Gewicht der schwimmunfähigen Larven bedingt. Die Tiere werden einerseits trotz ihres Kontaktborstenbesatzes an den Körperseiten und ihres flachen Baues durch stärkere Strömungen leicht von der Unterlage losgerissen und meiden daher das offene Gerinne. Sie haben andererseits bereits bei einer Wassertiefe von 4 bis 5 cm mit dem Auftrieb zu kämpfen, indem zunächst das Abdomen von der Unterlage abgehoben wird und schliesslich auch die Beine den Halt verlieren. Die Larven steigen dann passiv rasch zur Wasseroberfläche empor, wo sie hilflos treiben, wenn sie nicht an einem Oberflächenhäutchen Halt finden und, an dessen Unterseite entlanglaufend, wieder einen festen Gegenstand erreichen können. Dass dieses Auftauchen wirklich passiv und vom Tier ungewollt erfolgt, also nicht, wie manche Autoren (z.B. Rolph 1874 p. 34, Meixner 1936 p. 1.159) glaubten, der regelmässigen Atemlufterneuerung dient, ist auch daraus ersichtlich, dass die Larven an der Wasseroberfläche oftmals in Katalepsie verfallen und ihre Bewegungsfähigkeit erst nach einem Berührungsreiz — vor allem an Fühlern und Beinen — wieder gewinnen. Es als gewollte Fluchtbewegung anzusehen, wie das von den gleichen Autoren und Keber getan wird, ist wohl auch abwegig. Es liegt vielmehr hier die Annahme näher, dass die Larven bei Beunruhigung infolge ihres hastigen Umherlaufens den Halt verlieren und dann ungewollt zur Wasseroberfläche emporsteigen. Ein wichtiger Grund für das Leben im Seichtwasser ist auch die in kurzen Zeitabständen notwendige Atemlufterneuerung, zu der die schwimmunfähigen Larven die Wasseroberfläche kletternd erreichen müssen.

Trotz ihres Vorkommens in vielfach durchsonnten Gewässern sind die Larven negativ phototaktisch bzw. positiv skototaktisch. Sie suchen nach Möglichkeit dunkle Verstecke an der Unterseite von Steinen auf und bevorzugen dunklen Untergrund.

Die Larven benötigen zu ihrer Entwicklung ein volles Jahr

und machen während dieser Zeit 4 Häutungen durch, so dass man 5 Larvenstadien unterscheiden kann. Junge Larven treten im Spätsommer auf. Sie überwintern im 2. oder 3. Stadium. Die Verpuppung erfolgt im August oder September des folgenden Jahres auf dem Lande unter Steinen und Moospolstern am Rande des Wohngewässers in selbstgegrabenen Puppenwiegen, zum Unterschied von *Hydrocyphon*, der sich im Wasser unter Steinen verpuppt.

2. Beschreibung der Larve

Die bisher noch unbeschriebene Larve von *Helodes hausmanni* Gredler (fig. 1) ist in erwachsenem Zustande etwa 6 bis 7 mm lang bei einer grössten Breite von 2.5 mm. Ihr Körper ist stark abgeflacht mit stromlinienförmigen Seitenkonturen, in kontrahiertem Zustande lang eiförmig. Die Dorsalseite ist dicht und gleichmässig mit kurzen, jedoch ziemlich groben Mikrochaeten besetzt, die zwar kein geschlossenes Toment bilden, aber doch wasserabstossend wirken, so dass die Larve unbenetzbar ist. Kräftige, lange und abgeflachte Randborsten, mit denen jedes Segment dicht besetzt ist, wirken als Kontaktborsten, indem sie sich mit ihren Enden der Unterlage anschmiegen und so eine Unterspülung und Fortschwemmung der Larve durch die Strömung verhindern oder doch erschweren.

Die Allgemeinfärbung ist bräunlich. Quer über die Frons zieht ein helles, in der Mitte verwaschenes Zickzackband und auch der Seitenrand des Kopfes ist aufgehellte. Jederseits am Prothorax ist eine annähernd ankerförmige helle Zeichnung zu erkennen. Meso- und Metathorax sind jederseits unmittelbar neben der Medianlinie mit einem auffälligen, rundlichen hellen Fleck geziert, der vom Vorderrande bis nahe zum Hinterrande des Tergits reicht. Diese Flecke sind artcharakteristisch; sie erscheinen z.B. bei *Helodes minuta* L. als helle Querbänder.

Der flache, prognathe Kopf ist kaum mehr als halb so breit wie der Prothorax — bei den Larven der anderen Helodiden-Gattungen ist er so breit wie dieser —, um die Hälfte breiter als lang und erscheint durch eine lappenförmige seitliche Verbreiterung in der Höhe der Augen, die bei *Scirtes*, *Cyphon* und *Hydrocyphon* weit schwächer entwickelt ist, ausgesprochen quer-sechseckig. Den

grössten Teil seiner Dorsalseite nimmt die breite Frons ein, die von den verhältnismässig schmalen Genae und Postgenae durch die in breitem, einmal eingebuchtetem Bogen verlaufende, die

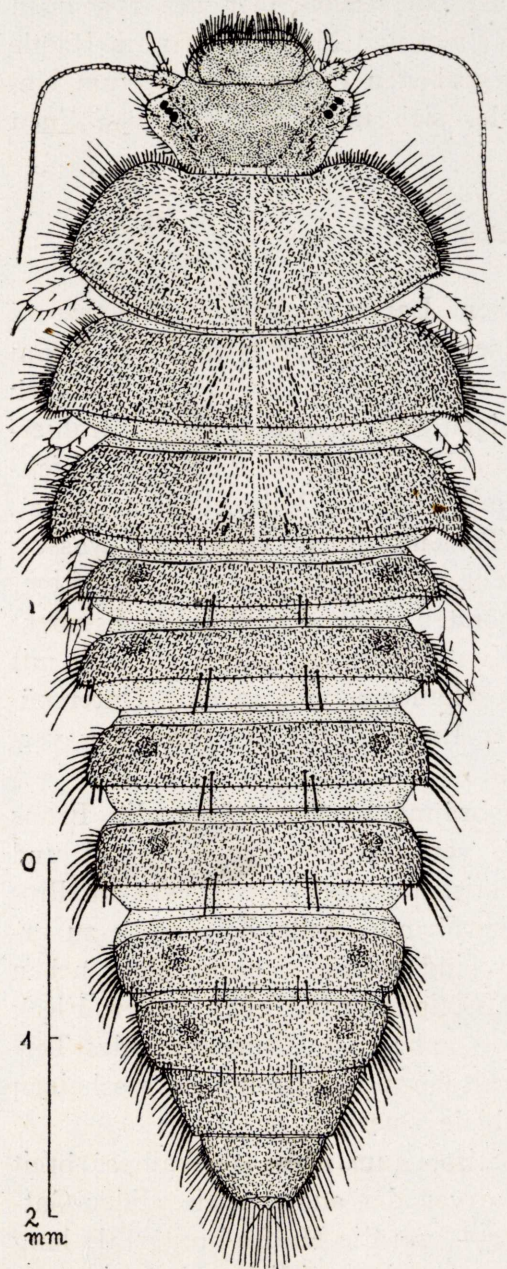


Fig. 1 —Habitusbild der Larve von *Helodes hausmanni* Gredler.

Fühler hinten umgreifende Postfrontalnaht getrennt wird. Diese reicht fast bis zum Hinterrande des Kopfes, so dass die Coronalnaht ausserordentlich verkürzt ist. Der Seitenrand des Kopfes ist mit einer Reihe nach hinten allmählich kürzer werdender Borsten besetzt. Eine schräge Längsreihe von 5 kurzen Borsten befindet sich jederseits der kaudalen Schenkel der Postfrontalnaht. Bei älteren Larven sind deutlich 3 in einer Schrägreihe hintereinander stehende Punktaugen zu erkennen, deren jedes mit einer Linse, einem einschichtigen Corneaepithel und 3 Büscheln von Sehzellen, die ein dreiteiliges Rhabdom bilden, ausgestattet ist. Bei jungen Larven sind die Stemmata sehr nahe zusammengerückt, so dass die Einzelaugen in der dichten Pigmentanhäufung nur schwer zu unterscheiden sind. Die Fühler reichen in ge-

strecktem Zustande bis zum Hinterrande des Mesothorax, sind also im Vergleich zu denen anderer Helodidenlarven verhältnismässig kurz. Ihr Scapus ist kräftig, leicht gekrümmt und ebenso wie der schlanke Pedicellus ziemlich derb beborstet, die lange, fadenförmige Geissel durch sekundäre Ringelung vielgliederig. Die Zahl der distal fein wirtelig beborsteten Geisselglieder nimmt von Häutung zu Häutung zu, ist aber nicht fixiert; sie beträgt im 1. Larvenstadium meist 20 bis 22, im 2. 24 bis 29, im 3. 28 bis 32, im 4. 34 bis 38 und im 5. Stadium 40 bis 42, ist aber bei den älteren Larven oft auch bedeutend geringer (im 5. Stadium 25 bis 28), was wohl auf den Verlust von Geisselgliedern in einem der vorhergegangenen Stadien zurückzuführen ist, wie man ja überhaupt infolge der Brüchigkeit der Antennen öfters Tiere mit unvollständiger oder sogar fehlender Geissel findet — Das Labrum ist gross, $2\frac{1}{2}$ mal so breit wie lang und am Vorderrande dicht und lang beborstet. Sein Bau sowie derjenige der übrigen Mundteile wird später besprochen werden.

Der *Prothorax* ist mehr als doppelt so breit wie lang und in der Gegend der Hinterecken am breitesten. Seine Vorderecken sind breit abgerundet, die Hinterecken stumpfwinkelig, die Seitenränder flach gebogen und mit zwei übereinander gelegenen Borstenreihen besetzt; die Borsten der dorsalen Reihe sind kurz, distalwärts leicht keulenförmig verdickt, terminal abgestutzt und hier mit einem feinen Zähnchenkranz versehen, die der ventralen Reihe sehr lang und fein zugespitzt (Kontaktborsten); mit den langen Kontaktborsten alternieren wesentlich kürzere, stumpf zugespitzte und leicht gebogene Borsten, die an den Vorderwinkeln die Kontaktborsten vollständig ersetzen. Auf der Scheibe des *Prothorax* befinden sich ausser dem dichten Mikrochätenbesatz nur jederseits nahe dem Hinterrande zwei kurze, keulenförmige, terminal abgestutzte und gezähnte Borsten.

Meso- und *Metathorax* sind etwa $4\frac{1}{2}$ mal so breit wie lang, haben gerundete Seitenränder, deutlich lappenförmig nach hinten vorragende Hinterecken und ebenso wie der *Prothorax* eine Häutungsnaht, die den folgenden Abdominaltergiten fehlt. Die Reihe der kurzen dorsalen Seitenrandborsten ist oralwärts auf die Scheibe des Tergits abgebogen. Letzteres trägt ausserdem jederseits der Medianlinie eine am Mesothorax aus 4 bis 5, am Metathorax aus 5 bis 6 Elementen bestehende schräge Längsgruppe kurzer

Keulenborsten und ein ebensolches, aber noch kleineres Prämarginalebörstchen zwischen dieser Gruppe und dem Seitenrande. Die medianen Borstengruppen sind für *Helodes hausmanni* charakteristisch und fehlen den Larven von *Helodes minuta*.

Die *Beine* (fig. 2) sind ziemlich kurz und voneinander nur wenig verschieden, abgesehen davon, dass die Mittel- und beson-

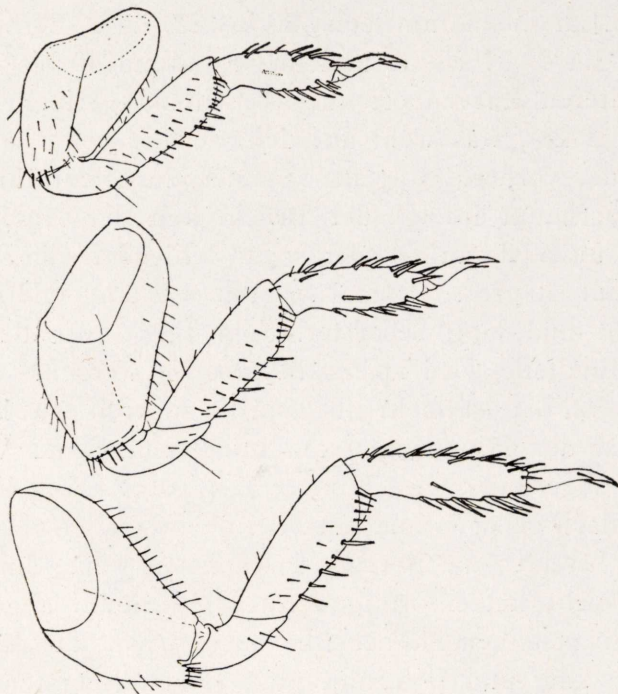


Fig. 2. — Vorder-, Mittel- und Hinterbein der Larve von *Helodes hausmanni*.

ders die Hinterbeine schlanker als die Vorderbeine sind. Sie haben grosse, sehr bewegliche Coxen. Das Femur ist ventral, der Tibiotarsus ventral und dorsal mit zahlreichen, zum Teil beweglich, eingelenkten, sehr kräftigen Stachelborsten bewehrt. Eine ähnliche Borste sitzt auf der Lateralseite des Tibiotarsus. Die Klaue ist lang, schlank und auffallend wenig gekrümmt. Sie besitzt distal der Mitte ein Börstchenpaar.

Die *Abdominaltergite* sind durchwegs kürzer als die Thorakaltergite und nehmen nach hinten allmählich an Breite ab, an Länge hingegen zu; gleichzeitig ändert sich auch der Winkel

ihrer Hinterecken, der am 1. und 2. Segment noch spitz, am 5. jedoch bereits stumpf ist. Der Seitenrand der Tergite ist mit 10 bis 2 sehr kräftigen, abgeflachten, gegen die Hinterecken an Länge zunehmenden Kontaktborsten besetzt; eine zweite Borstenreihe fehlt hier. Am Hinterrande der ersten 6 Tergite befinden sich jederseits zwei Zweiergruppen von kräftigen, stumpfen Marginalborsten; diejenigen der medianen Gruppe sind besonders bei älteren Larven sehr lang; sie sind auf dem 2. und 3. Tergit am kräftigsten entwickelt und nehmen dann nach hinten an Länge allmählich ab. Das 7. Tergit trägt ausser den Mikrochäten keine Scheibenborsten. Die Abdominalsternite 3 bis 7 besitzen ausser einer sehr spärlichen Beborstung jederseits am Hinterrande drei Borstenpaare, von denen das nahe den Hinterecken befindliche am längsten und kräftigsten, das nahe der Medianlinie inserierende am zartesten ist. Das 8. und zugleich letzte wohlentwickelte Segment ist distalwärts ziemlich stark verjüngt und sein Tergit terminal abgestutzt. Es besitzt wiederum zwei Reihen von Seitenrandborsten wie die Thorakalsegmente, deren jede sich aber deutlich in zwei Gruppen gliedert: Die dorsale Reihe der kurzen, stumpfen Borsten wird durch eine besonders kurze Borste in eine proximale Gruppe von 7 und eine distale von 6 Elementen, die ventrale, am halbkreisförmigen Sternit inserierende Reihe der langen Kontaktborsten durch eine bedeutend kürzere Borste in eine proximale Gruppe von 9 und eine distale von 10 Elementen zerlegt. Am Hinterrande bei den Hinterecken des Tergits mündet das einzige Stigmenpaar der Larve. Das rudimentäre 9. Segment, an dessen Basis die beweglichen, zweizipfeligen, dem Stigmenverschluss dienenden Cerci liegen, kann fast zur Gänze in das 8. Segment eingezogen werden. Es ist distal stark verjüngt und endigt mit zwei Zipfeln, deren jeder eine lange, beweglich eingelenkte Sinnesborste trägt. Aus dem in ihm gelegenen Kloakalraum können 5 aus gemeinsamer Basis entspringende, fingerförmige Tracheenkiemen hervorgestreckt werden (vergl. fig. 15, 16). Die Fünzfahl der Tracheenkiemenschläuche ist übrigens — entgegen manchen anders lautenden Angaben in der Literatur — bei den Helodidenlarven fast allgemein verbreitet; nur die Larven von *Scirtes* besitzen 7 Kiemenschläuche.

3. Morphologie der Mundwerkzeuge

Der Bau und die Funktionsweise der Mundwerkzeuge sind ausserordentlich kompliziert. Obwohl ihre Morphologie bereits von Rolph (1874), Carpenter & McDowell (1912), Benick (1924) und Böving & Craighead (1931) an Hand verschiedener anderer Helodiden-Larven mehr oder weniger eingehend dargestellt wurde, ist keiner der Autoren so weit in ihren Feinbau eingedrungen, dass sich die Funktionsweise auch nur annähernd hätte erkennen lassen. Erst Keber konnte in einer leider unveröffentlicht gebliebenen vergleichenden Arbeit hier weitgehend Klarheit schaffen. Im folgenden lehne ich mich daher nach Tunlichkeit an ihre Darstellung an und verwende auch, soweit es die speziellen Verhältnisse gestatten, die von ihr benützten bzw. eingeführten Bezeichnungen.

Das *Labrum* (fig. 3a) und der von ihm äusserlich nicht abgesetzte *Clypeus* sind mit der Frons durch eine tief eingesenkte und infolge des breiten Kopfbaues sehr lange Chitinfalte (Epistomal-leiste) beweglich verbunden. Dieses Clypeolabrum nimmt den Raum zwischen den beiden dorsalen Mandibelgelenken ein und erscheint in Dorsalansicht als quergestellter, fast parallelseitiger, am Vorderrande lang beborsteter Schild, der etwa $2\frac{1}{2}$ mal so lang wie breit ist. Seine Vorderwand (VW) fällt schräg ventro-kaudalwärts ab und wird von den Seiten her durch die grossen, aus dem umgebogenen Lateralrande entspringenden, distal breit abgerundeten Ventrallappen (VL) zum Teil überwölbt. Letztere entsprechen wohl dem eigentlichen, hier also tief zweigeteilten Labrum. Sie stehen untereinander durch eine gleichzeitig den Ventralrand der Vorderwand bildende Querleiste in Verbindung. Ihr Dista'rand ist dicht mit sehr langen Borsten besetzt, die gegen den Medialrand in eigentümlich gestaltete, an der Basis dicke dann unvermittelt in einen dünnen Faden endigende Börstchen übergehen. Die Ventralfläche der Ventrallappen zeigt einen ziemlich dichten, nach vorn und innen gerichteten Mikrohätenbesatz. Das Clypeolabrum kann durch die Kontraktion zweier ziemlich zarter Muskeln, die lateral vom vorderen Teil der Aussenwand zum Tentorium ziehen, gesenkt werden und kehrt dann infolge

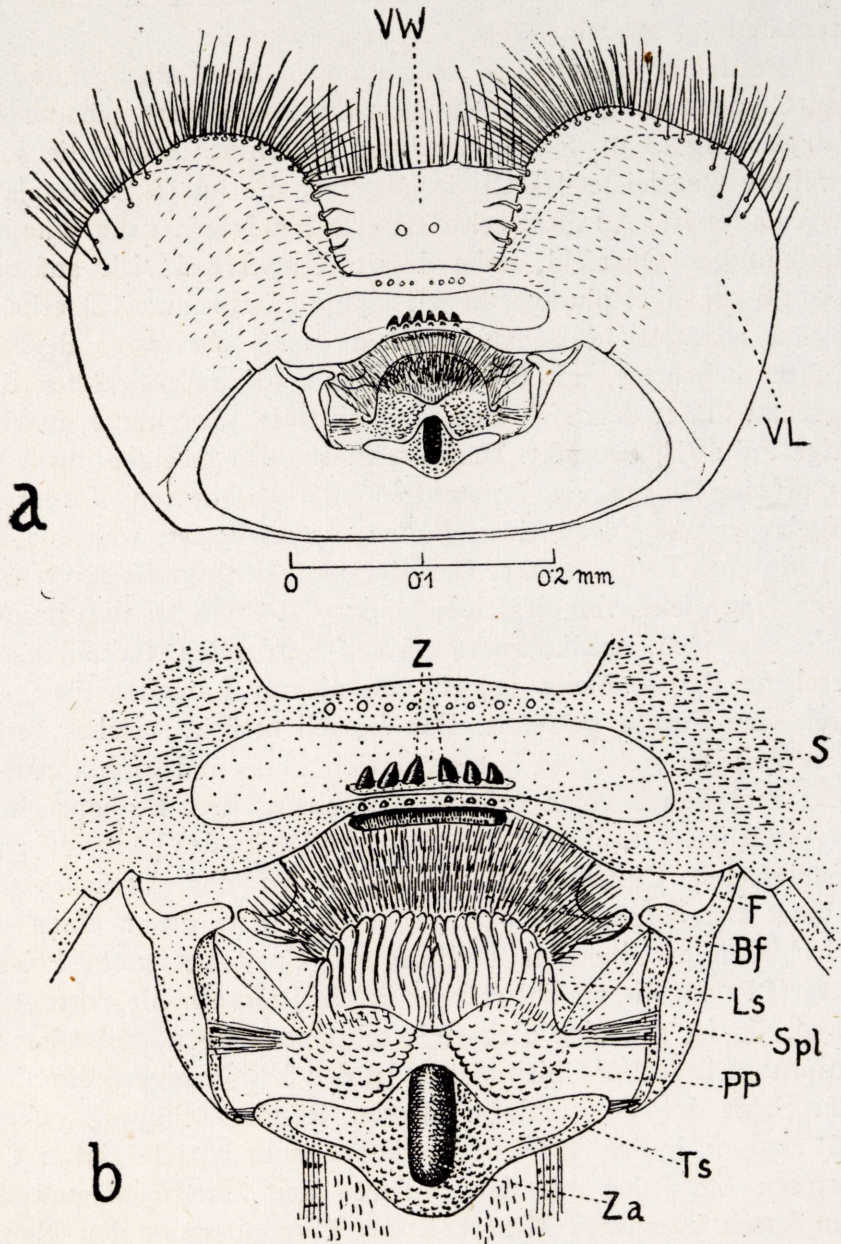


Fig. 3.—Das Clypeolabrum in Ventralansicht (a), darunter (b) der Epipharynx bei stärkerer Vergrößerung. Bf = Borstenfeld, F = Furche, Ls = Lamellenstück, PP = Polsterplatte, S = Sinneskuppeln, Spl = Seitenplatten des Stützapparates, Ts = Trägerstück des Zapfens, VL = Ventrallappen des Clypeolabrum, VW = Vorderwand des Clypeolabrum, Z = Chitinzähne, Za = Zapfen.

der Elastizität der frontalen Gelenkfalte wieder in seine Ausgangsstellung zurück.

Unmittelbar hinter den Ventrallappen des Labrums und mit dem Clypeus innig verbunden liegt der kompliziert gebaute *Epipharynx* (fig. 3 b). Seinen vorderen Abschluss bildet die schon erwähnte Querleiste des Clypeolabrums, die mit 8 Sinnesplatten ausgestattet ist. An diese schliesst sich kaudalwärts ein schmales, dünnhäutiges Querfeld, nahe dessen Hinterrand sich auf einer Leiste 6 kräftige, plumpe, kegelförmige Chitinzähne (Z) erheben. Kaudal wird das dünnhäutige Feld durch ein etwas derberes, schütter behaartes, mit 6 Sinneskuppen (S) ausgestattetes Band begrenzt, hinter dem sich eine ziemlich tiefe, aber kurze, furchenartige Falte (F) einsenkt. Daran schliesst sich in einem nach hinten offenen Bogen ein Borstenfeld (Bf) an, dessen Vorderrand aufgebogen und durch einen Balken verstärkt ist, während sich sein hinterer Teil einsenkt. Das Borstenfeld umgreift mit seinem Bogen eine dicke, mit kräftigen, längsgestellten, in die Präoralhöhle ragenden, medianwärts kürzer werdenden Faltenlamellen versehene Platte, bleibt jedoch von diesem Lamellenstück (Ls) durch eine Furche getrennt. Das Lamellenstück, welches bereits einen Teil des später zu besprechenden Press- und Mahlapparates bildet und daher einer grösseren mechanischen Beanspruchung ausgesetzt ist, wird dorsal von einer zur Decke des Clypeolabrums aufsteigenden Chitinplatte gestützt. An das Lamellenstück schliesst sich kaudal die paarige, in der Mitte durch einen sich nach hinten erweiternden keilförmigen Spalt getrennte Polsterplatte (PP) an, die medial stärker in die Präoralhöhle vorragt als lateral. Es ist das eine dicht mit schuppenartigen, aufstehenden Skulpturen bedeckte Chitinplatte. In den keilförmigen, dünnhäutigen Spalt der Polsterplatte, dessen Ränder schuppig gekerbt sind, ragt ein in der Aufsicht länglicher, sehr harter, glatter Chitinzapfen (Za), der mit den Molaren der Mandibeln und den Zahnplatten bezw. dem Mittelkeil des Hypopharynx den eigentlichen Mahlapparat bildet. Die unmittelbare Umgebung des Zapfens ist körnig skulpturiert. Der Zapfen selbst erhebt sich aus einem nach den Seiten flügelartig erweiterten Trägerstück (Ts), mit dem er fest verbunden ist. Seitlich wird der ganze hintere Epipharyngealapparat, nämlich Lamellenstück, Polsterplatte und Zapfenträger, von den chitinigen Seitenplatten (Spl) gestützt, die

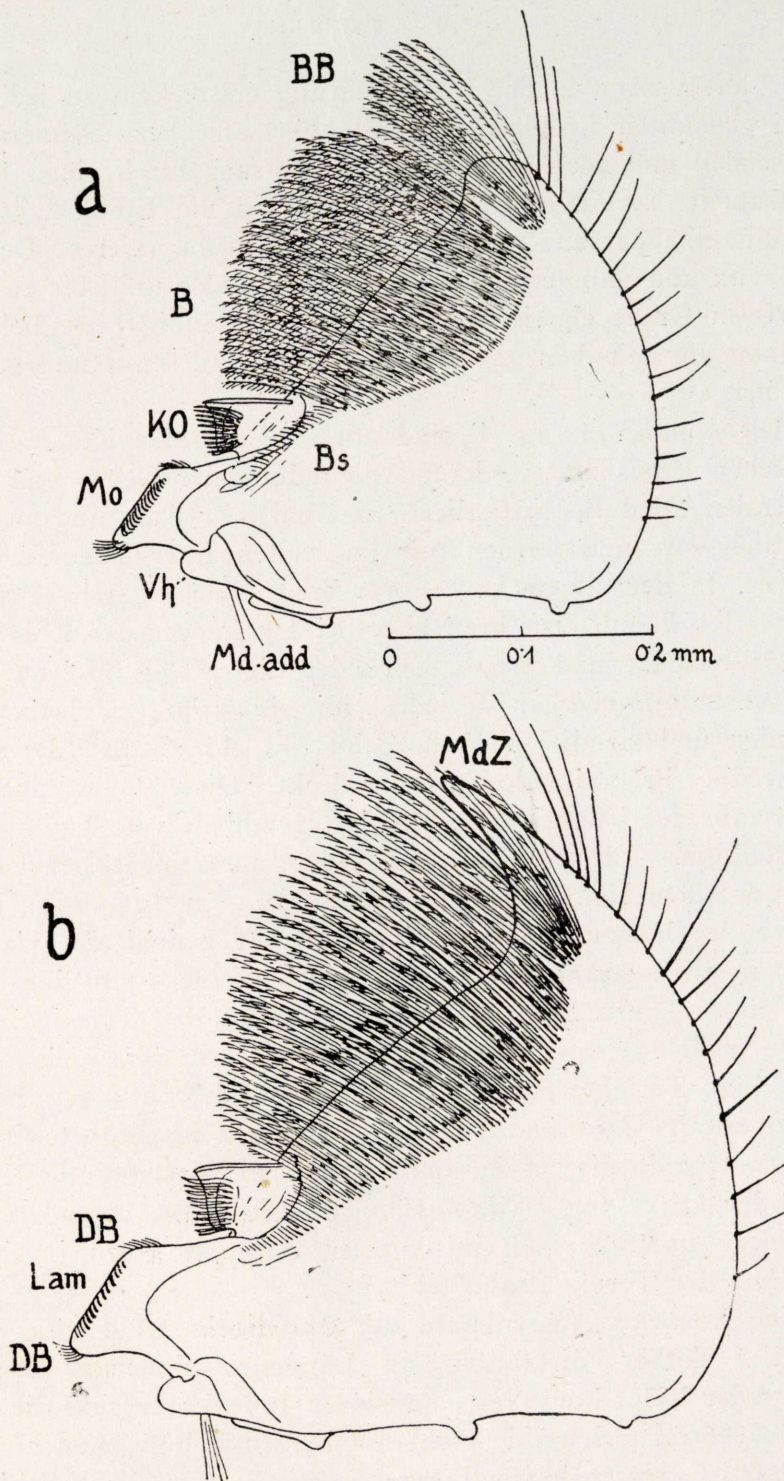


Fig. 4.—Die Mandibel einer Larve des 4. (a) und 5. Stadiums (b) in Ventralansicht. B = Fiederborsten, BB = subterminales Borstenbüschel, BS = Borstensaum, DB = Dichtungsbörstchen, KO = Kammorgan, Lam = Lamellen der Molarenfläche, Md.add = Sehne des Mandibeladductors, MdZ = Endzahn der Mandibel der erwachsenen Larve, Mo = Molare, Vh = Ventralhaken.

sich dorsoventral in der Längsrichtung erstrecken, zu jedem der drei genannten Epipharyngealteile Fortsätze bzw. Sehnenbänder entsenden und auch mit dem Clypeolabrum durch einen Dorsalfortsatz in Verbindung treten, so dass sie die Epipharyngealteile untereinander und gegen das Clypeolabrum fixieren. Der Epipharynx und seine einzelnen Sklerite sind also wohl bis zu einem gewissen Grade elastisch, aber nicht selbständig beweglich, und können nur mit dem ganzen Clypeolabrum gesenkt und gehoben werden.

Die *Mandibeln* (fig. 4) sind mit zwei dorsalen Kugelgelenken zwischen Frons und vorderer Ausrandung der Genae und einem ventralen Condylus artikuliert. Sie sind sehr flach und ausserordentlich zart und werden nur im letzten Larvenstadium etwas derber. In der allgemeinen Form breit dreieckig mit auffallend langer Basalkante, ist ihre Spitze bei den Larven des 1. bis 4. Stadiums lamellär und breit abgerundet (fig. 4 a); im letzten (5.) Larvenstadium endigen sie jedoch mit einem langen, flachen, fast geraden und ziemlich derbem Zahn (fig. 4 b, MdZ), der in der Ruhe die Präoralhöhle vorne abdeckt. Diese Gestaltänderung lässt auf einen Funktionswechsel der Mandibeln vom 4. zum 5. Larvenstadium schliessen. Ein solcher liegt auch tatsächlich vor, hat aber mit dem Nahrungserwerb kaum etwas zu tun, wenn es der Larve des letzten Stadiums durch den Terminalzahn vielleicht auch möglich gemacht wird, den Algenaufwuchs von der Unterlage abzuschaben. Die eigentliche Aufgabe des Terminalzahnes ist vielmehr das Aushöhlen der Puppenwiege in der weichen Ufererde, eine Tätigkeit, die auch nach den Beobachtungen Benicks (1925) an *Helodes minuta* von den Mandibeln ausgeführt wird. Interessant ist in diesem Zusammenhange die Feststellung Kebers, dass der Larve von *Hydrocyphon*, die sich ohne besondere Puppenwiege unter Steinen im Wasser verpuppt, auch im letzten Stadium der Terminalzahn fehlt.

Die konvexe Aussenkante der Mandibeln trägt eine Reihe ziemlich derber, distalwärts an Länge zunehmender Borsten. Längs der leicht konvexen, lamellären Innenkante sind die Mandibeln ventral mehrreihig dicht mit langen, schmiegsamen, distal fiederartig aufgespaltenen Borstenhaaren besetzt, die sowohl proximalwärts als auch mit zunehmender Entfernung von der Innenkante an Länge abnehmen und ihre Fiedern durchwegs ge-

gen die Basis der Mandibel kehren. Die Fiederhaare sind in zwei Gruppen angeordnet, nämlich in einem kleinen, rundlichen subterminalen Büschel (BB) und in einem grossen, langovalen Felde (B) längs der ganzen Innenkante. Letzteres setzt sich basalwärts am Rande eines weichhäutigen Feldes in einen Borstensaum (Bs) fort, der die Basis eines eigenartigen, wohl einer stark modifizierten *Lacinia mobilis* entsprechenden Organes ventral umgreift. Es ist dies ein trapezoidisches, ventralwärts leicht ausgebauchtes, chitinales Plättchen, dessen lange Vorderkante versteift und dorsalwärts umgebogen ist. Auf seiner Dorsalfläche entspringt eine Reihe von 16 proximalwärts etwas kürzer werdender, kräftiger, steifer, abgeflachter und distal fein gezählter Börstchen, welche die Distalkante des Chitinplättchens etwas überragen. Dieses Organ, für das ich die Bezeichnung Kammorgan (KO) einführen möchte, korrespondiert mit dem Borstenfeld des Epipharynx, über dessen Seitenteile es mit seiner Börstchenreihe hinwegstreicht. Da es in einem weichhäutigen Felde gelegen ist, ist es bis zu einem gewissen Grade in dorsoventraler Richtung flügelartig beweglich. Ein Umbiegen und eine Fortsetzung des Borstensaumes in das Kammorgan (Körbchen), das Keber bei *Helodes minuta* beobachtet haben will, konnte ich bei *Helodes hausmanni* ebensowenig feststellen wie eine Differenzierung der Börstchen des Kammorganes selbst.

Proximal schliesst sich an das Kammorgan die weit medialwärts vorspringende, stark chitinisierte Mola (Mo) an, die sowohl mit dem Chitinzapfen des Epipharynx als auch mit der später zu besprechenden Zahnplatte des Hypopharynx gemeinsam den Mahlapparat bildet. Sie ist durch eine Längsfurche in eine glatte ventrale und eine querveriefte dorsale Fläche geteilt, wobei die Lamellen der geriefen Fläche (Lam) ihrerseits fein gezähnt sind. Am proximalen und am distalen Ende der Mola befindet sich je ein kleines Büschel von Mikrochäten, die der Abdichtung des Mahlraumes dienen und daher mit Keber als Dichtungsborstchen (DB) bezeichnet werden sollen. Carpenter & McDowell (1912) sprachen sie irrtümlich als Sinnesborsten an. An der Basis der Mola entspringt aus der ventralen Basalkante der Mandibel ein derber, stumpfer, medialwärts gerichteter Chitinzapfen mit hakenartig umgebogener Spitze, der sog. Ventralhaken (Vh), der an der Mandibel federnd inseriert. Es handelt sich bei ihm

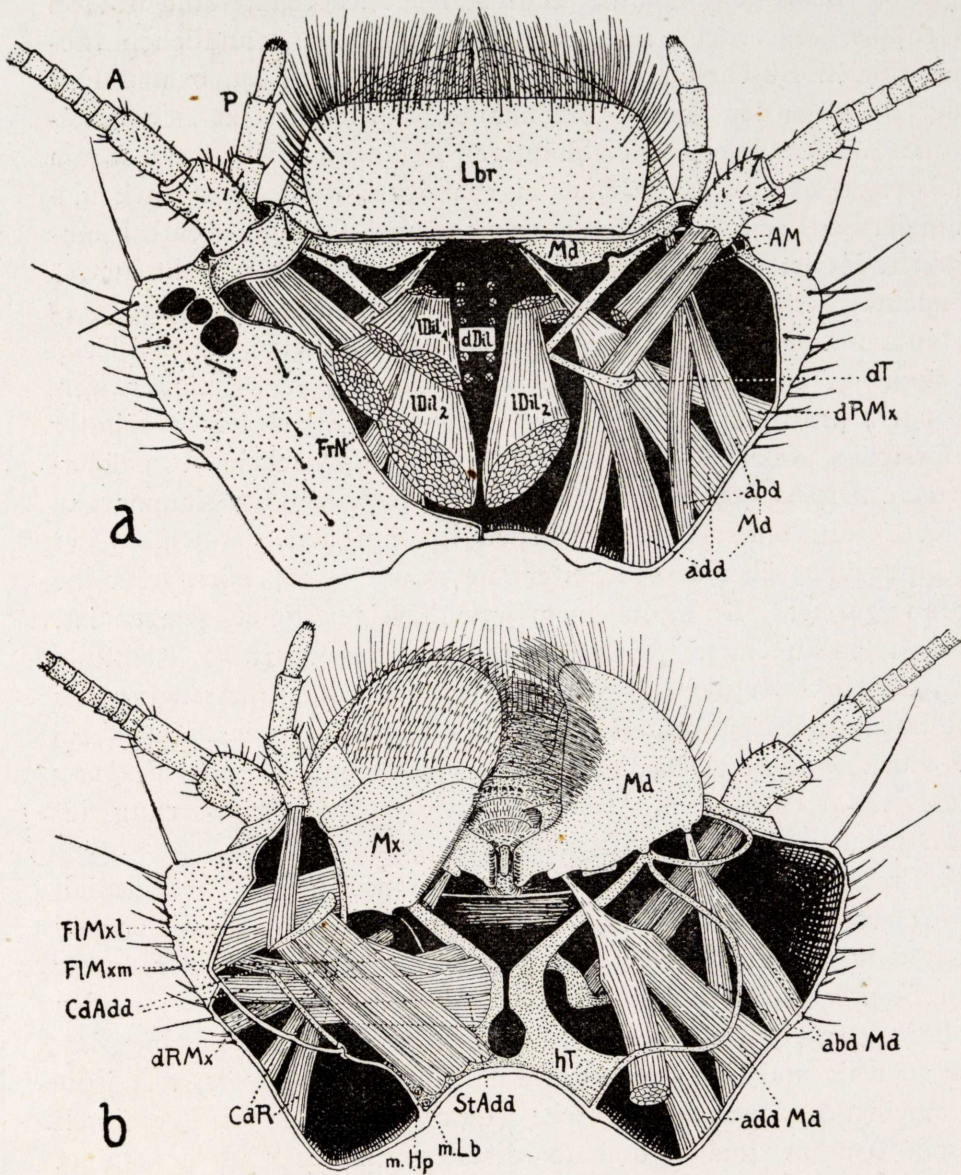


Fig. 5.—Die Muskulatur des Kopfes von der Dorsalseite (a) und von der Ventralseite (b). A = Antenne, abdMd = Mandibelabductor, addMd = Mandibeladductor, AM = Antennenmuskel, CdAdd = Cardoadductor, CdR = Cardoremotor, dDil = dorsale Dilatoren des Pharynx, dRMx = dorsaler Remotor der Maxillen, dT = dorsaler Tentoriumarm, FrN = Frontalnaht, F1Mxl, F1Mxm = Flexoren der Maxillen, hT = hinterer Tentoriumarm, Lbr = Clypeolabrum, lDil₁, lDil₂ = laterale Dilatoren des Pharynx, Md = Mandibel, mLb = Labialmuskel, mHp = Hypopharynxmuskel, Mx = Maxille, P = Maxillarpalpus, StAdd = Stipesadductor. Leibeshöhle schwarz.

weder um einen Condylus, für den ihn Carpenter & McDowell (1912) hielten, noch um eine Muskelansatzstelle, sondern um eine Vorrichtung zur Fixierung des Pressapparates während einer bestimmten Phase der Nahrungsaufarbeitung, was bereits Keber richtig erkannte. Dorsal über dem Ventralhaken greift die Sehne des kräftigen Mandibel-Adductors an, eines dreiteiligen Muskels, dessen Stränge zum Vertex und zu den Postgenae ziehen (fig. 5. add.Md.). Der weitaus schwächere, zweiteilige Mandibel-Abductor (fig. 5, abd.Md.) entspringt lateral an der Mandibelbasis und wendet sich von hier nach hinten-aufwärts zur Wandung der Kopfkapsel. Beide Muskeln ermöglichen eine Zangenbewegung der Mandibeln.

Die grossen, ausserordentlich beweglichen *Maxillen* (fig. 6) artikulieren an der Verwachsungsstelle der Postgenae mit dem Submentum und den hinteren Tentorium-Aesten. In der Ruhe sind Cardo (Cd) und Stipes (St) rechtwinkelig gegeneinander abgeknickt, so dass ihr Gelenk auffallend winkelig nach der Seite vorspringt (vergl. fig. 5 b). Der längliche Stipes trägt lateral eine kräftige Borste. An seine leistenartig versteifte Medialkante schliesst sich das membranöse Mundfeld (MF) an. Terminal trägt der Stipes den kegelförmigen, beborsteten Palpiger (Pg). Der Maxillarpalpus selbst ist scheinbar dreigliederig, doch hat Keber durch ihre vergleichenden Untersuchungen nachgewiesen, dass der Terminalkegel des 3.Gliedes bei *Helodes* dem bei anderen Helodidenlarven noch wohlentwickelten 4.Tastergliede entspricht. Die einzelnen Glieder sind an Länge nur wenig voneinander verschieden.

Galea und Lacinia sind miteinander zu einer grossflächigen Einheit verwachsen und bilden gemeinsam einen flachen Keil mit medialwärts gerichteter Schneide. Die Galea (Ga) besitzt nur zwei stärker sklerotisierte Teile, nämlich ein laterales Basalstück und eine längliche Platte an der Verwachsungsstelle mit der Lacinia. Ihr ganzer distaler Teil wird von einem grossen, polsterartigen, weichhäutigen Lappen eingenommen, der ventral dicht mit eigenartigen, in Bogenreihen angeordneten, aus Mikrochäten hervorgegangenen, unechten Borsten besetzt ist. Diese Borsten, deren jede an der Basis durch eine Chitingabel gestützt wird, haben einen gegen das Ende des Lappens an Länge zunehmenden Stiel und einen löffelartig verbreiterten, einseitig kammförmig

gesägten Endteil, der bei den distalen Borsten mit zunehmender Stiellänge allmählich kürzer und zarter wird, aber auch bei den

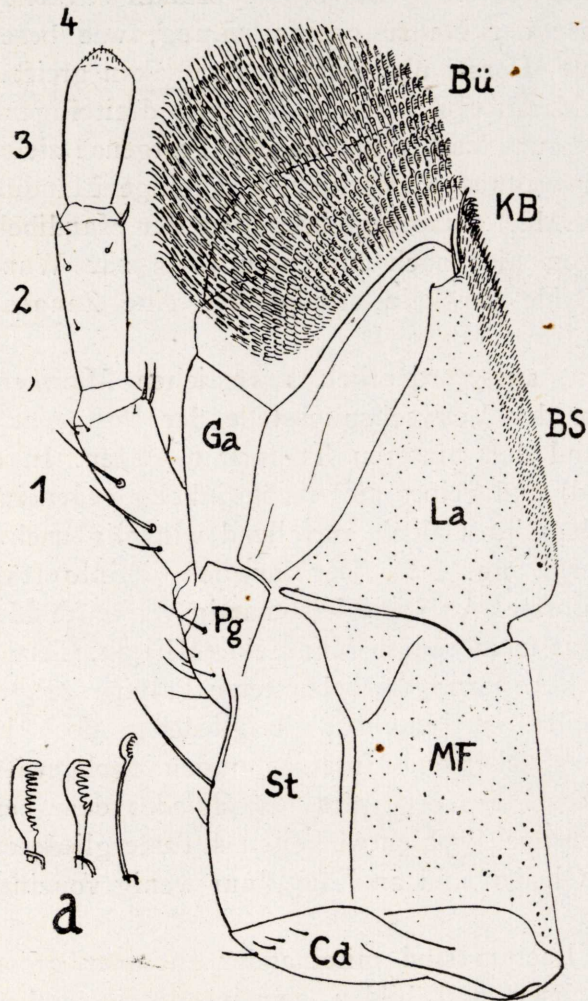


Fig. 6. — Maxille in Ventralansicht, a drei Stielkammborsten bei stärkerer Vergrößerung. Bü = Büschel der Stielkammborsten der Galea, BS = Borstensaum der Lacinia, Cd = Cardo, Ga = Galea, KB = Kammborsten der Lacinia, La = Lacinia, MF = Mundfeld, Pg = Palpiger, St = Stipes, 1 bis 4 = Glieder der Maxillartaster.

äußersten und längsten Borsten noch erhalten ist (fig. 6 a). Sie wurden von Keber treffend als Stielkammborsten bezeichnet und bilden in ihrer Gesamtheit eine vorzüglich wirkende Bürste (Bü).

Die distalwärts dreieckig verjüngte Lacinia (La) ist, wie schon erwähnt, fast in ihrer ganzen Länge mit der Galea verwachsen und basal gegen den Stipes bzw. das Mundfeld durch eine schmale Chitinleiste abgegrenzt. Sie ist nur schwach sklerotisiert und wird medialwärts allmählich vollkommen weichhäutig. Ihr Medialrand ist mit einem zarten Borstensaum (BS) besetzt, an den sich ventral ein schmales, streifenförmiges Börstchenfeld anschliesst. Die freie Laciniaspitze ist mit einem Basalzahn in der Grenzplatte der Galea verankert. Nahe dieser Verankerung entspringen zwei kräftige Borsten, deren eine die Laciniaspitze überragt. Letztere selbst ist mit einer kurzen Reihe kammförmig angeordneter, gekrümmter Borsten (KB) bewehrt, die proximalwärts kleiner werden und allmählich in den Börstchensaum des Medialrandes übergehen.

Die Maxillen erlangen durch eine kräftige Muskulatur eine grosse Beweglichkeit (fig. 5 b). Zwei Cardoadductoren (CdAdd) sind zwischen Cardo-Stipes-Gelenk und vorderen Tentorium-Aesten, die sich nicht gabeln, ausgespannt. Ihre Antagonisten, die beiden Cardoremotoren (CdR), ziehen vom Cardogelenk zum Occiput. Die sehr kräftigen Stipesadductoren (StAdd) greifen an der Leiste am Medialrande des Stipes an; von hier erstreckt sich eine Gruppe zu den vorderen, eine andere zu den hinteren Tentoriummästen. Kräftig sind auch die Laciniaflexoren (FIMx), von denen einer den Stipes durchquert, zwei weitere an der Hinterecke der Lacinia angreifen und zum Tentorium ziehen. Der dorsal von diesen Muskeln gelegene, sie und die Mandibelmuskeln überkreuzende, verhältnismässig schwache Laciniaremotor (dRMx) ist zwischen Laciniabasis und seitlicher Kopfwand ausgespannt. Der Palpenmuskel schliesslich heftet sich an der Ventralwand des Stipes an.

Die Funktionsweise der Maxillarmuskulatur ist so zu verstehen, dass zunächst durch die Kontraktion der Cardoadductoren das Cardo-Stipes-Gelenk gestreckt wird, wodurch die Maxillen aus ihrer Ruhelage seitwärts geführt werden und schliesslich in maximalem Streckungszustande seitlich in der Gegend der Antennen unter dem Kopf hervorragen. Vor Erreichung dieses maximalen Streckungszustandes setzt jedoch normalerweise bereits die Kontraktion der Cardoremotoren ein, welche die Maxillen nach vorn führt. Nun folgt die Kontraktion der Stipesadductoren,

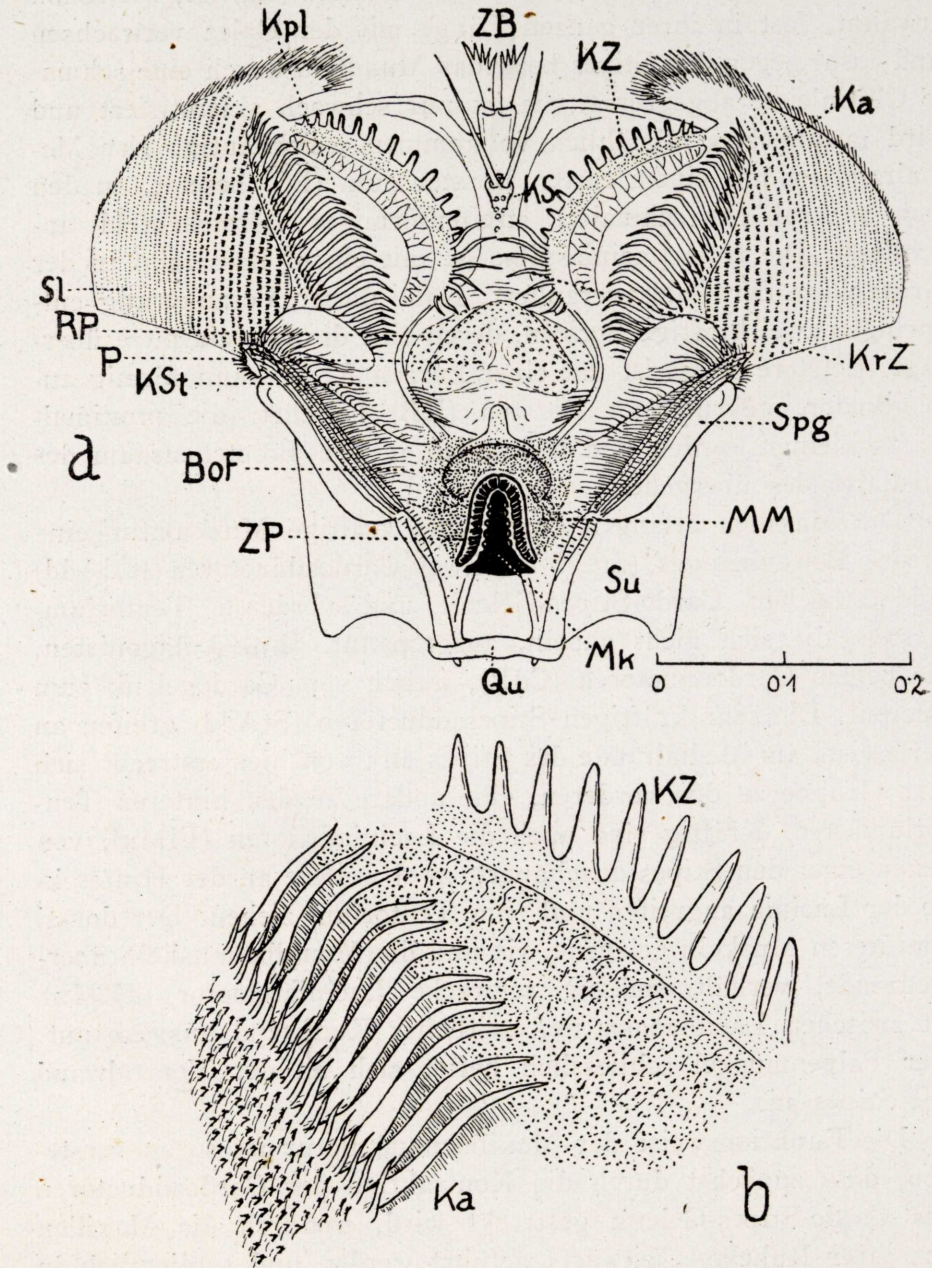


Fig. 7.—Hypopharynx einer Larve des 4. Stadiums von der Dorsalseite (a), b Ausschnitt aus Kammplatte und Krallenapparat einer Larve des 5. Stadiums. BoF = Borstenfeld, Ka = Krallenapparat, Kpl = Kammplatte, KrZ = Krallenzähne der Kammplatte, KS = Kielsklerit, KSt = Kammplattenstiel, KZ = Kammplattenzähne, Mk = Mittelkeil des Pressapparates, MM = Mikrochätenmembran, P = Polster, Qu = Querbalken des Suspensoriums, RP = Randpolster, Sl = Seitenloben der Superlinguae, Spg = Spange des Suspensoriums, Su = Suspensorium, ZB = Zahnborstenpaar, ZP = Zahnplatte des Pressapparates.

beugt nach Entspannung der Cardoadductoren das Cardio-Stipes-Gelenk und zieht die Maxillen unter gleichzeitiger Medialwärtsbewegung ein. Hierbei sind zwei Phasen zu unterscheiden, nämlich zuerst die Kontraktion der querverlaufenden und dann erst die der schrägverlaufenden Stipesadductoren. Das Einziehen der Maxillen wird schliesslich durch die Kontraktion der Laciniaflexoren vollendet, wobei gleichzeitig der Laciniaremotor die Maxillen an die Ventralseite des Kopfes presst.

Die komplizierteste Bildung der ganzen Mundregion ist der *Hypopharynx* (fig. 7), der wohl bei den Larven keiner anderen Coleopterenfamilie einen derart hochspezialisierten Aufbau zeigt. Er ist eine Differenzierung des Mundfeldes, ragt zwischen Mund und Labium keilförmig in die Präoralhöhle und lässt sich leicht als Ganzes vom Labium abheben. Von der Ventralwand des Pharynx, mit der er durch ein Suspensorium verbunden ist, allmählich abfallend, reicht er bis zum Vorderrand des Labiums, wobei er sich distalwärts stark verbreitert. (fig. 8, 9).

Das Suspensorium (Su) besteht aus zwei schräg dorsoventral gestellten Chitinplatten, zwischen denen sich eine zarte, mit medialwärts gerichteter feiner Behorstung versehene Membran ausspannt. Die dorsalen Hinterenden der Platte sind verdickt und durch einen Querbalken (Qu) miteinander verbunden, der den ventralen Hinterrand der Mundöffnung bildet. Von hier ziehen zwei Sehnenbänder zum Epipharynx. Distalwärts setzt sich das Suspensorium in die Basalplatten des Hypopharynx fort, die ein Stützsystem für seine einzelnen Teile bilden und seitlich zwei flügelartige, ventralwärts umgebogene und hier mit einer Längsrinne versehene Fortsätze entsenden, in welche die Ventralhaken der Mandibeln eingreifen.

Der eigentliche Hypopharynx besteht aus dem unpaarigen Mittelteil (Lingua) und den paarigen Seitenteilen (Superlinguae). Die Lingua springt steil dachförmig in die Mundhöhle vor (fig. 9) und gliedert sich in 3 hintereinander gelegene Abschnitte, deren proximalster der Pressapparat ist. Dieser ist sehr stark chitiniert und besteht aus einem schmalen, vorn abgerundeten, dorsal glatten, seitlich grob gezähnten und hinten T-förmig verbreiterten Mittelkeil (Mk), um den sich von vorn hufeisenförmig zwei nur durch eine schmale Naht getrennte, mit dorsoventral verlaufenden zahnartigen Lamellen versehene derbe Chitinplatten (Zahn-

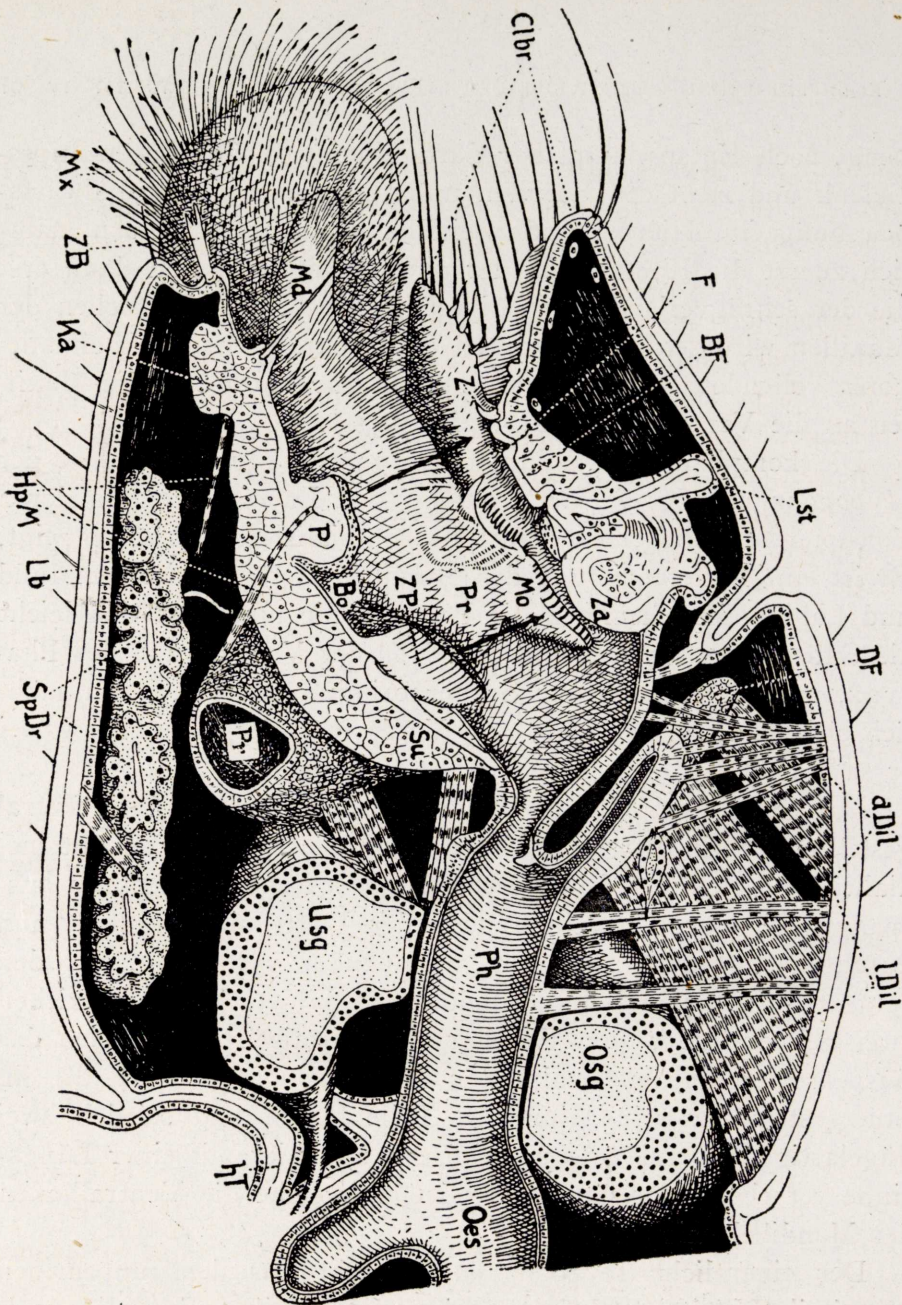


Fig. 8.—Medianer Längsschnitt durch den Kopf (schematisiert). BE = Borstenfeld des Epipharynx, Bo = Stützbogen des Hypopharynx, Clbr = Clypeolabrum, dDil = dorsale Dilatoren des Pharynx, DF = faltentartige Ausstülpung des Pharynx, F = Furche des Epipharynx, HpM = Hypopharynxmuskel, hT = hinteren Tentoriumarm, Ka = Krallenapparat des Hypopharynx, Lb = Labium, lDil = laterale Dilatoren der Pharynxpumpe, Lst = Leiste des epipharyngealen Stützapparates, Md = Mandibel, Mo = Molare der Mandibel, Mx = Maxille, Oes = Oesophagus, Osg = Oberschlundganglion, P = Polster des Hypopharynx, Ph = Pharynx, Pr = Präoralhöhle, SpDr = Speicheldrüse (Labialdrüse), Su = Suspensorium des Hypopharynx, Usg = Unterschlundganglion, Z = orale Zahnreihe des Epipharynx, Za = Zapfen des Epipharynx, ZB = Zahnborsten des Hypopharynx, ZP = Zahnplatte des Hypopharynx. Die Pfeile bezeichnen die Richtung, in der Hypopharynx und Epipharynx gegeneinander bewegt werden. Dorsale und ventrale Teile des Kopfes sind etwas auseinandergezerrt dargestellt.

platten, ZP) legen). Mittelkeil und Zahnplatten werden je durch zwei Fortsätze der Basalplatten gestützt und in ihrer Lage festgehalten. Ausserdem wird der ganze Pressapparat vorn von einem Stützbogen umspannt, der distal einen zapfenartigen Fortsatz entsendet und seinerseits mit seinem Hinterende mit den Basalplatten verschmilzt. Vorher gehen jedoch aus seinen Schenkeln kurze, flache Dorsalfortsätze hervor, die den Pressapparat seitlich überragen. Über den Stützbogen spannt sich eine weichhäutige Membran, die in der ganzen vorderen und seitlichen Umgebung des Pressapparates dicht mit kurzen, feinen, in Querreihen angeordneten und nach hinten gerichteten Mikrochäten bedeckt ist (MM). Diese behaarte Membran fällt, da sie durch die Dorsalfortsätze des Stützbogens aufgewölbt wird, medial steil zum Pressapparat ab und geht lateral in zwei längliche, schräg nach vorn-aussen gegen das Labium abfallende, mehrreihig mit längeren, medialwärts weisenden Mikrochäten besetzte Borstenfelder (BoF) über, die zu den Superlinguae ziehen.

An den Pressapparat schliesst sich distal ein querelliptisches, dünnhäutiges Feld an, in das von hinten her der zapfenförmige Fortsatz des Stützbogens hineinragt. Seitlich wird es von den gebogenen Stielen der später zu besprechenden Kammplatten (KSt) begrenzt. In seiner Mitte erhebt sich ein nach vorn gewinkelter, dicker, polsterförmiger Wulst (P), der mit annähernd konzentrischen Reihen kleiner Chitinkörnchen regelmässig und ziemlich dicht besetzt ist. Von diesem Mittelpolster setzen sich seitlich ebenso skulpturierte kleinere, schmale Randpolster (RP) ab. Jederseits hinter dem Polster befindet sich ein kleines Mikrochätenbüschel. Die Haut distal vom Polster ist quergerieft. An der ventralen Basis des Mittelpolsters greift ein dünner, paariger Muskel (HpM) an, der zu den hinteren Tentoriumästen streicht und durch seine Kontraktion das Polster niederzieht.

Des Ende der Lingua wird durch ein distal nach den Seiten flügelförmig verbreitetes membranöses Feld gebildet, das am Vorderrande und in der etwas dachförmig erhobenen Medianlinie (Kielsklerit, KS) leistenartig verstärkt ist. Der Vorderrand ist in der Mitte bogig ausgeschnitten und trägt hier eine sockelartige Erhebung, an deren zwei flache, distal verbreiterte und terminal mit 4 bis 5 kräftigen Sägezähnen versehene Borsten (ZB) inserieren. Etwas weiter proximal befindet sich auf der Median-

leiste ein zweiter kleiner Sockel mit einem Paar langer, spitziger (bei *Helodes minuta* gegabelter) Borsten. An der Basis dieses Sockels liegen 6 Sinneskuppeln.

Seitlich an das eben besprochene Endfeld schliessen sich zwei längliche, nach aussen geneigte Platten (Kammplatten, Kpl) mit stark konvexem Medialrande an, die obwohl paarig, noch zur Lingua gehören. Sie beginnen distal an den Flügelspitzen des Endfeldes und ziehen mediokaudalwärts im Bogen bis zu dessen erweiterter Basis, wo sie sich in plattenförmige Stiele (KSt) fortsetzen, die mit ihrem leistenartig versteiften, konkaven Medialrand das Polsterfeld im Bogen umgreifen und schliesslich mit dem Stützbogen des Pressapparates in Verbindung treten. Die Kammplatten werden von zahlreichen, sich gegen den Medialrand aufspaltenden Stützbalken durchzogen. Ihr Medialrand selbst ist in eigenartiger Weise bewehrt. Er trägt nämlich in seinen drei distalen Vierteln eine kammartige Reihe von 12 sowohl distal- als auch proximalwärts an Länge abnehmender, proximal steiler aufgerichteter, stumpfer Zäpfchenzähne (KZ) - nur die beiden letzten Zähnchen der Reihe sind spitzig — und sieht daher aus wie der Teil eines Zahnrades. Im 5. Larvenstadium sind diese Zähnchen länger und schlanker als im (in fig. 7 dargestellten) 4. und gleichen dann mehr den Zähnen eines Kammes. Die Anzahl der Kammzähnchen ist übrigens artcharakteristisch und beträgt z.B. (nach Keber) bei *Helodes minuta* L. 10, bei *Hydrocyphon deflexicollis* Müll. 14, bei *Microcara testacea* L. 10, bei *Prionocyphon serricornis* Müll. 16, bei *Cyphon padi* L. und *variabilis* Thunbg. je 8 bis 9 und bei *Scirtes hemisphaericus* L. 4. Im proximalen Viertel des Medialrandes schliessen sich an diese Zähnchenreihe 7 bis 9 (bei *Helodes minuta* 5) lange, spitzige und gebogene Krallenzähne (KrZ) an, die wie Finger zweier Krallenhände gegeneinander greifen und den Basalteil des Kielsklerites überdachen. Sie werden proximalwärts allmählich kürzer.

Lateral von den Kammplatten liegen die paarigen Superlinguae, die (gegen Carpenter & McDowell, die sie Maxillulae benennen und als Extremitäten auffassen) mit der Lingua nicht gelenkig, sondern jederseits basal in der Höhe des Polsters nur durch eine Chitinbeule verbunden sind. Letztere ist übrigens ein Angelpunkt des hypopharyngealen Stützsystems, da zu ihr auch

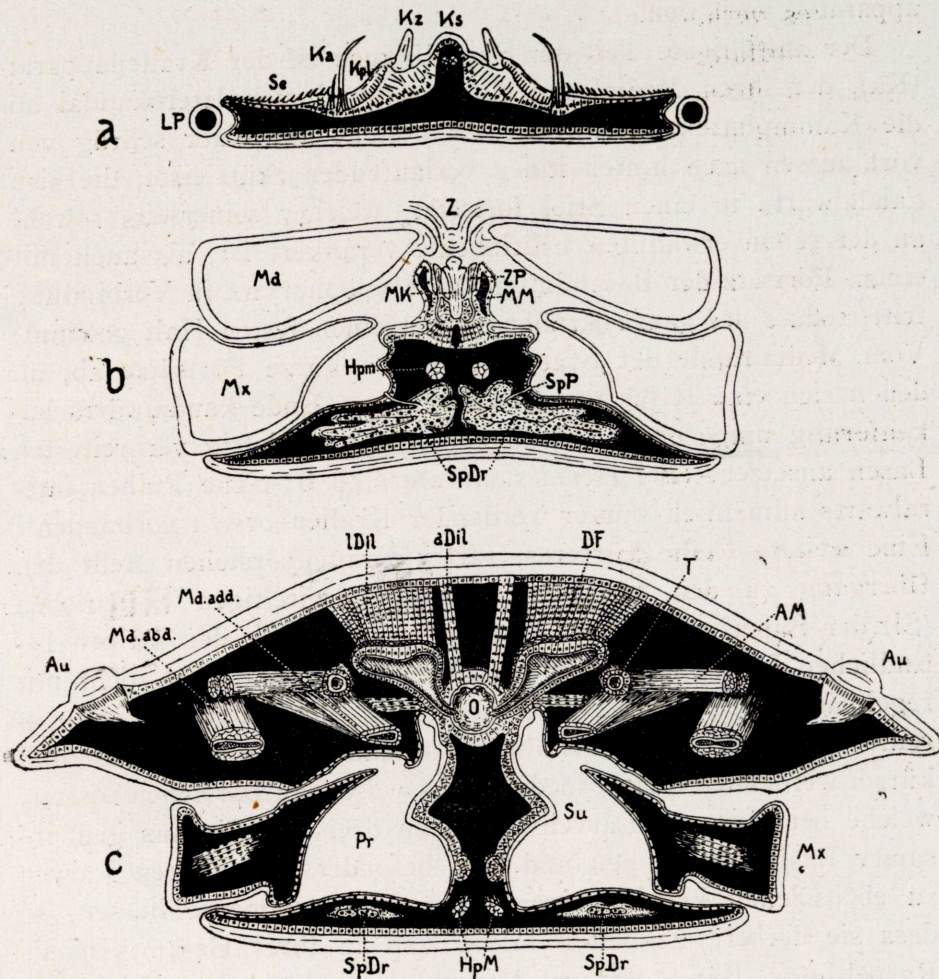


Fig. 9. Drei Querschnitte durch den Hypopharynx bzw. Kopf in der Höhe der Kammlatten und des Krallenapparates (a), des Mahlraumes (b) und des Überganges der Oralhöhle zum Pharynx (c). Au = Auge, AM = Antennenmuskel, dDil = dorsale Dilatoren des Pharynx, DF = faltenartige Ausstülpungen des Pharynx, Hpm = Hypopharynxmuskel, Ka = Krallenapparat des Hypopharynx, Kpl = Kammlatte, Ks = Kielsklerit, Kz = Kammzähne, IDil = laterale Dilatoren des Pharynx, LP = Labialpalpus, Md = Mandibel, Md.abd = Mandibelabductor, Md.add = Mandibeladductor, MK = Mittelkeil des Pressapparates, MM = Mikrohäutenmembran, Mx = Maxille, O = Oralhöhle, Pr = Präoralhöhle, Se = Seitenloben der Superlinguae, SpDr = Speichel- oder Labialdrüse, SpP = Porus des Ausführungsganges der Speicheldrüse, Su = Suspensorium, T = Tentorium, Z = Zapfen des Epipharynx, ZP = Zahnplatte des hypopharyngealen Pressapparates. Körperhöhe schwarz. Leicht schematisiert.

Fortsätze der Kammplattenstiele sowie des Stützbogens des Pressapparates verlaufen.

Der auffälligste Teil der Superlinguae ist der Krallenapparat (Ka), der ihren Medialrand einnimmt und sich laterokaudal an die Kammplatten anschliesst. Er besteht aus einer schräg von vorn-aussen nach hinten innen verlaufenden Stützleiste, die sich kaudalwärts in einen Stiel fortsetzt, welcher seinerseits sowohl an der schon erwähnten Chitinbeule verankert ist, als auch mit einem Fortsatz der Basalplatten des Hypopharynx in Verbindung tritt, sodass der ganze Krallenapparat einen festen Halt gewinnt. Vom Medialrande der Stützleiste gehen kurze Fortsätze ab, an denen sich eine Reihe von 27 langen, am Ende kaudalwärts hakenförmig umgebogener Krallenborsten mit plattig verbreiterten Basen ansetzen. (Bei *Helodes minuta* sind 6 solche Reihen lateralwärts allmählich kürzer werdender Krallenborsten vorhanden). Eine weitere Reihe kürzerer, zarter Krallenbörstchen stellt den Übergang zu den häutigen, verrundet-dreieckigen Seitenloben (Sl) der Superlinguae her. Diese liegen dem vor den Palpen befindlichen Ligularabschnitt des Labiums auf und sind dicht mit regelmässigen, einander dachziegelartig überdeckenden Längsreihen von lateral- und distalwärts allmählich kleiner, zarter und kürzer werdenden feinen, medialwärts weisenden Börstchen besetzt, welche bei jüngeren Larvenstadien zu drei bis vier aus gemeinsamer Basis entspringen und sich besonders bei älteren Larven zu ebensolchen kegelförmigen Gruppen zusammenschliessen, so dass sie derbere Einheiten bilden und in ihrer Gesamtheit als Raspel bzw. Bürste wirken. Mediobasal sind die Seitenloben mit Reihen längerer Börstchen besetzt, die zu dem nach dem Pressapparat führenden Borstenfeld überleiten. Ihr Seitenrand ist fein bewimpert, ragt etwas über den Rand des Labiums vor und ist hier nach aussen umgeschlagen. Er endet mediodistal mit einem zarthäutigen, länglichen, dicht behaarten, gegen die Medianlinie weisenden und die Unterlippe ebenfalls etwas überragenden Lappen.

Die Muskulatur des Hypopharynx besteht aus dem schon erwähnten paarigen Muskel (fig. 8, 9, HpM), der am Polster der Lingua angreift, von hier zu den hinteren Tentoriumästen streicht und durch seine Kontraktion die steil aufgewölbte Mitte des Hypopharynx niederzieht. Er wird in seiner Funktion unterstützt

durch zwei weitere zarte Muskelpaare, die sich von den Kammplatten bzw. den Krallenapparaten zur Wandung der seitlichen Präoralhöhle spannen.

Das mit dem unbeweglichen, schmalen Basilabium (Submentum) durch eine lange Gelenkhaut verbundene *Labium* (fig. 10)

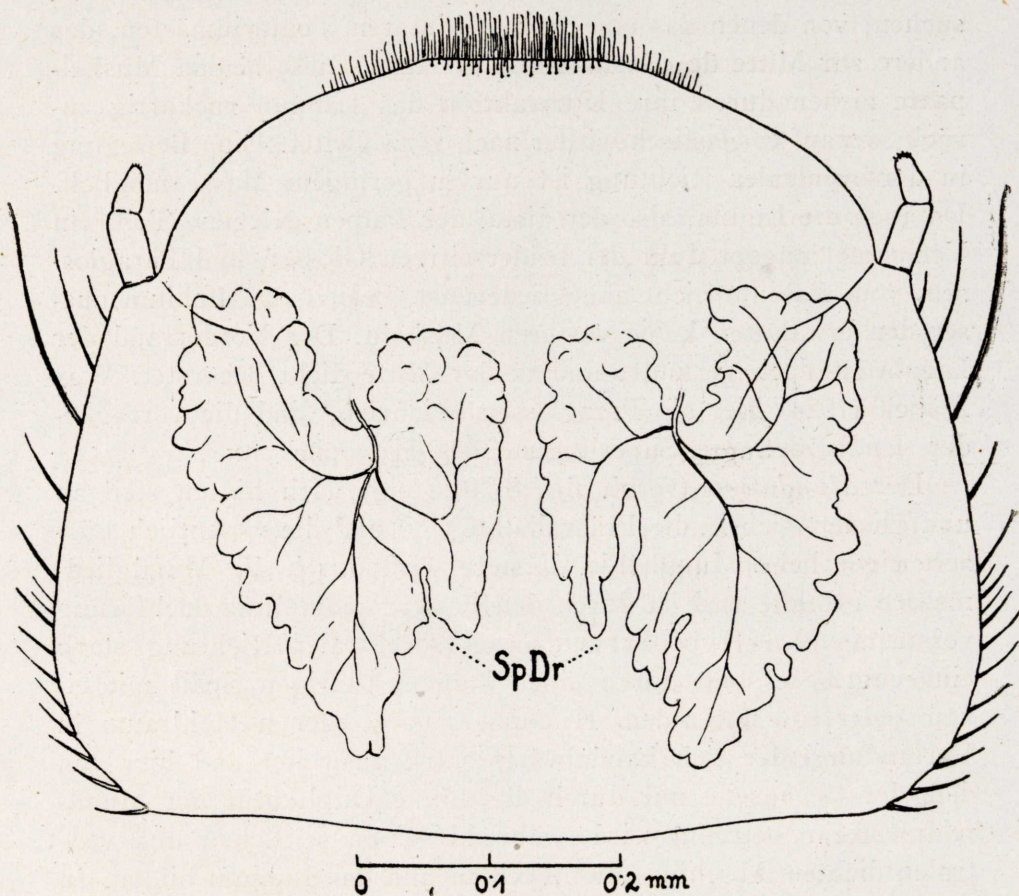


Fig. 10.—Labium in Dorsalansicht. SpDr = Speicheldrüse.

ist auffallend gross und etwas breiter als lang. Es bedeckt als einheitliche, dünne bewegliche Platte fast die ganze Unterseite des Kopfes einschliesslich der Maxillen, von denen in der Ruhelage nur das winkelig vorspringende Cardo-Stipes-Gelenk und ein schmaler Randstreifen mit den Palpen sichtbar bleibt. Der umfangreiche, proximal von den kleinen, zweigliederigen Palpen gelegene Teil, der die grossen, paarigen, tubulösen, mit bis zur

Mündung in die Seitenräume der Präoralhöhle auffallenderweise getrennten Ausführungsgängen versehenen Labialdrüsen (Speicheldrüsen, SpDr) enthält, ist aus der Verschmelzung von Mentum, Praementum und Palparium hervorgegangen. Die ehemalige Grenze von Mentum (Cardo) und Praementum (Stipes) ist an der gemeinsamen Ansatzstelle der beiden Labialmuskelpaare zu suchen, von denen das eine zu den hinteren Tentoriumästen, das andere zur Mitte des Basilabiums verläuft. Diese beiden Muskelpaare ziehen durch ihre Kontraktion das Labium ruckartig zurück, worauf es elastisch wieder nach vorn gleitet. Eine Bewegung in dorsoventraler Richtung ist nur in geringem Masse möglich. Da auch die Ligula, also der distal der Palpen gelegene Teil, ein Verschmelzungsprodukt der beiderseitigen Glossen und Paraglossen, vom Labium nicht abgegliedert ist, besitzt das Labium ausser den erwähnten keine weiteren Muskeln. Der Vorderrand der Ligula ist flach gerundet und in der Mitte dicht beborstet. Was Benick (1924) hier als Paraglossen beschrieb, sind die vorragenden Endlappen der Superlinguae des Hypopharynx.

Der *Mundraum* (vergl. fig. 8, 9) steigt nach hinten steil an und gliedert sich in die Präoralhöhle (Pr) und die wesentlich kürzere eigentliche Mundhöhle. Erstere wird durch die Mundgliedmassen gebildet und ist durch den in der Medianlinie dachförmig vorspringenden Hypopharynx in dorsoventraler Richtung stark eingeengt. Sie steht durch einen langen, paarigen Spalt mit einem jederseits unter dem Hypopharynx gelegenen Hohlraum in Verbindung, der sich kaudalwärts stark ausweitet und hier von dem der Gegenseite nur durch die dünne Duplikatur der Mundfeldmembran getrennt wird, während seinen seitlichen und ventralen dichten Abschluss die Maxillen und das Labium bilden. In die ventrolaterale Aussackung der Präoralhöhle münden die paarigen Ausführungsgänge der Speicheldrüsen. Das Polster des Hypopharynx teilt die Präoralhöhle in einen vorderen Sammelraum, der zwischen den beborsteten Teilen des Epipharynx, der Mandibeln und Maxillen sowie den Kammplatten und Krallenapparaten des Hypopharynx gelegen ist, und einen hinteren Mahlraum zwischen dem Zapfen des Epipharynx, den Molaren der Mandibeln und dem Pressapparat des Hypopharynx. Die sich kaudal an den Mahlraum anschliessende eigentliche Mundhöhle (Oralhöhle, O) erscheint im Querschnitt fünfeckig. Sie ist mit einer

Ringmuskulatur ausgestattet und hat eine fein bezahnte Intima. Dorsal geht sie bereits im Bereiche der Epistomalleiste in die Pharyngealwandung über. Der Pharynx schliesst sich aber erst hinter der Basen des hypopharyngealen Suspensoriums, die viel weiter kaudalwärts reichen, zu einem engen Rohr.

4. Funktion der Mundwerkzeuge

Die Larven ernähren sich von feinen Sinkstoffen (organischem Detritus), die sich in der verlangsamten Strömung am Rande der Wohngewässer auf den Steinen absetzen, und von dem losen Aufwuchs einzelliger Algen auf diesen Steinen. Sie sind, wie im folgenden dargelegt werden soll, weitgehende Ernährungsautomaten. Ein Benagen von lebenden Pflanzenteilen (Blättern von Phanerogamen), das Benick (1925, p. 171) bei hungernden Larven von *Helodes minuta* feststellte, konnte ich bei *Helodes hausmanni* auch im letzten Larvenstadium, das hierzu durch den Besitz des Mandibularzahnes noch am ehesten fähig wäre, niemals beobachten. Die Mandibeln sind hier am eigentlichen Nahrungserwerb, der ausschliesslich durch die Maxillen erfolgt, nicht beteiligt.

Beim Nahrungserwerb laufen die Tiere mit flach an die Unterlage gedrücktem Körper ziemlich behende über die Steine, tasten mit den langen Fühlern die Umgebung mit fast nervös anmutender Hast ab und trachten, durch Hin- und Herwenden des Kopfes möglichst grosse Flächen zu bestreichen. Obwohl das Fressen gierig erfolgt — die Tiere haben ein sehr grosses Nahrungsbedürfnis —, lassen sie sich dabei durch die geringste Beunruhigung stören und ergreifen dann sofort die Flucht.

Der Fressakt, der erstmalig von Keber bei *Scirtes hemisphaericus* analysiert wurde, verläuft auch bei *Helodes hausmanni* im Prinzip ähnlich. Es lassen sich bei ihm 4 Funktionsphasen der Mundwerkzeuge unterscheiden, wobei die 1. und 3. sowie 2. und 4. Phase zeitlich zusammenfallen. Die Mundwerkzeuge arbeiten also im Zweitaktrhythmus.

1. PHASE: *Einholen der Nahrung durch die Maxillen.* — Der Kopf des fressenden Tieres liegt der Unterlage flach auf. Die Maxillen werden seitlich weit ausgeschwungen, bis sie den Sei-

tenrand des Kopfes überragen, wobei die Präoralhöhle durch Heben des Clypeolabrum und ruckartiges Zurückziehen des Labiums sich öffnet. Ist der maximale Streckungszustand der Maxillen erreicht, so stehen diese mit der Querachse ihrer Fläche schräg zur Unterlage und berühren mit den kräftigen Endborsten der Lacinia das Substrat, während der Borstenschopf der Galea noch grösstenteils seitlich frei emporragt. Nun werden die Maxillen an die Unterlage angepresst und mit erheblichem Kraftaufwand über diese nach vorn-einwärts geführt. Hierbei lockern die Endborsten der Lacinia den losen Belag der Steine auf, während die Fläche des Borstenschopfes der weichen Galea beim Gleiten über das Substrat von innen nach aussen abgerollt wird. Bei dieser Schürfbewegung stellen sich die Stielkammborsten der Galea zwangsläufig mit ihren Endkämmen nach unten auf, kehren die losen Nahrungspartikelchen vom Stein ab und halten sie zwischen sich fest. Sie treffen dabei auch eine gewisse Grössenauswahl, da sie zu grosse und schwere Partikelchen (z.B. zusammenhängende Pflanzenreste, Sandkörner und dergleichen) nicht erfassen können, wenn auch das Zusammenkehren der Nahrung im allgemeinen wahllos erfolgt, so dass verdauliche und unverdauliche Teilchen ohne Unterschied in den Mund befördert werden. In dem Maasse, wie die Maxillen abgerollt werden, sich also von innen nach aussen allmählich wieder vom Substrat abheben, kehren die Stielkammborsten elastisch wieder in ihre Ruhelage zurück. Sie sind nun dicht mit feinen Nahrungspartikelchen beladen, deren Wasserbeimengung nur mehr verhältnismässig gering ist.—Damit ist die erste Funktionsphase, der Nahrungserwerb, der somit ausschliesslich durch die Maxillen ohne Mitwirkung durch die Mandibeln —die sich allerdings inzwischen ebenfalls geöffnet haben— erfolgt, beendet. Es folgt nun die:

2. PHASE: *Übernahme der Nahrungsteilchen durch den Sammelapparat der Mundwerkzeuge* (Seitenlappen und Zahnapparat der Hypopharynx, Fiederborsten der Mandibeln).—Die Maxillen werden vollends eingezogen. Etwa hierbei doch mitgeführten gröberen Partikeln wird der Eintritt in die Präoralhöhle durch den dichten Borstenbesatz am Vorderrande des Clypeolabrum und durch die beiden medianen Borstenpaare am Vorderrande der Ligula des Hypopharynx verwehrt. Eine weitere Barriere bildet

noch die Zahnreihe am Beginne des Epipharynx, die vermutlich vermöge der vor ihr und dahinter gelegenen Sinnesorgane auch gewisse ungeeignete Partikelchen aus der Nahrung auszuscheiden vermag. Die beborstete, mit Nahrungsteilchen beladene Galea der Maxillen legt sich nun jederseits auf den medianwärts dachförmig in die Präoralhöhle vorspringenden Hypopharynx, wobei sie teilweise noch zwischen den geöffneten Mandibeln in den Ausschnitt des Clypeolabrum emporragt. Das Berühren der beiderseitigen Maxillen in der Mittellinie wird schon durch die keilförmige Gestalt der Hypopharynx erschwert und durch das aufragende zweite Borstenpaar der Ligula, die Zähne der Kammlatten sowie durch das hohe Hypopharynxpolster gänzlich unmöglich gemacht. Es ist dies deswegen von Bedeutung, weil sich die Stielkammborsten sonst leicht ineinander verhaken könnten. Jetzt schliessen sich auch die Mandibeln, das Clypeolabrum senkt sich und das Labium mit dem Hypopharynx gleitet nach vorn. Dadurch werden die Maxillen an den Hypopharynx angepresst und gleichzeitig vom Zahnapparat und den Börstchenreihen auf den Seitenloben der Superlinguae des Hypopharynx (aber nicht auch von den Zähnen der Kammlatten, wie Keber meint) in der Richtung der Endkämmchen ihrer Stielkammborsten durchgekämmt. Am Durchkämmen der langen distalen Stielkammborsten beteiligt sich auch der terminale Fiederhaarpinsel der Mandibeln. Die Nahrungspartikelchen werden dabei aus dem Borstenschopf der Galea gestreift und sammeln sich, von den langen Fiederborsten der Mandibeln bei deren etwas nachhinkender Schliessbewegung einwärts und nach hinten gekehrt, grösstenteils in der zwischen dem Zahnapparat und den Kammlatten des Hypopharynx schräg nach hinten und einwärts verlaufenden Rinne, wobei das Wasser durch die mandibularen Fiederborsten abfiltriert wird. Dieser Vorgang kann durch Fütterung mit Karmin oder geriebener Tusche sehr anschaulich dargestellt werden. Die bei solchen Fütterungsversuchen an den Borsten des Clypeolabrum hängen bleibenden Körnchen werden (gegen Keber) nicht von den Mandibelborsten abgekehrt und als Nahrung verwertet, sondern sind als Überschuss den zu groben Partikelchen beim natürlichen Fressakt gleichzusetzen.—Der jetzt schon ziemlich kompakte, wasserarme Nahrungsbrei harrt nun seiner Weiterbeförderung in der unmittelbar darauf folgenden nächsten Funktionsphase.

3. PHASE: *Beförderung der Nahrung nach hinten in den Mahlraum.*—Die Maxillen werden nun wieder zum erneuten Einholen von Nahrung ausgeschwungen, das Clypeolabrum gehoben, das Labium ruckartig zurückgezogen und die Mandibeln als letzte in dieser Reihenfolge geöffnet (vergl. 1. Phase). Dadurch wird die Präoralhöhle erweitert, ohne im hinteren Abschnitt ihren durch die keilförmig ineinander greifenden Mundteile und deren Borstenbesatz erzielten dichten Abschluss nach aussen zu verlieren. Gleichzeitig wird durch Kontraktion der Hypopharynxmuskeln sowie der Muskeln der Kammlatten und Krallenapparate der bis nun stetig nach hinten ansteigende membranöse Boden des Hypopharynx hinter dem Polster gesenkt und quer durchgebogen, so dass sich das vor dem Pressapparat gelegene häutige Borstenfeld steil aufstellt. Auch hierdurch wird der hinteren Teil der Präoralhöhle erweitert. Die Folge ist ein Unterdruck in ihr, der den in der Rinne zwischen Kammlatten und Zahnapparaten sowie an der Basis der Seitenloben der Superlinguae angesammelten Nahrungsbrei ansaugt. Dieser gleitet von hier, durch die schräg mediokaudalwärts verlaufenden feinen Borstenreihen der Kammlattenstiele und die weiter seitlich gelegenen Borstenfelder geleitet, nach hinten und wird von dem steil gestellten Borstenfeld in der Umgebung des Pressapparates aufgefangen. Gleichzeitig wird auch Speichel aus den Seitenräumen der Präoralhöhle angesaugt und mit dem Nahrungsbrei vermischt. Den Rest der Nahrungspartikelchen kehren die Fiederborsten der Mandibeln in der nächsten Phase nach hinten.

4. PHASE: *Aufbereitung der Nahrung im Mahlraum.* — Ist auf diese Weise die Nahrung in den hintersten Teil der Präoralhöhle, den Mahlraum, gelangt, so schwingen die Maxillen wieder ein, die Mandibeln beginnen sich zu schliessen, das Clypeolabrum senkt sich und das Labium schiebt sich nach Entspannung seiner Muskeln wieder nach vorn (vergl. 2. Phase). Dadurch wird der stark chitinierte Pressapparat des Hypopharynx an den Zapfen des Epipharynx und die Molaren der Mandibeln geführt und schliesslich nach Einschnappen der Ventralhaken der Mandibeln in die Längsrinne der Basalplatten des Hypopharynx fest an diese Teile gepresst und kurzfristig gegen sie fixiert. Den Mandibeln bleibt hierbei durch Entlanggleiten des Ventralhakens in

der Basalplattenrinne noch so viel Spielraum für die Vollendung der Schliessbewegung, dass ihre Molaren wirksam gegen Epipharynxzapfen und Pressapparat arbeiten können, indem sie sich seitlich ein kurzes Stück von vorn nach hinten an ihnen reiben. Die geriefte Dorsalhälfte ihrer Fläche wirkt dabei gegen den glatten Epipharynxzapfen, die glatte Ventralhälfte gegen die Zahnplatten und den gezähnten Mittelkeil des Hypopharynx. So wird die Nahrung einerseits zwischen den Chitinteilen des Mahlraumes fest zusammengepresst und andererseits gleichzeitig zerrieben, wobei die am oralen und kaudalen Ende der Molaren befindlichen Dichtungsbörstchen ihr Hinausgleiten aus dem Mahlraum verhindern.—Während die Nahrung so zerkleinert und zusammengebacken wird, ist der Mahlraum vom vorderen Teil der Präoralhöhle, in dem sich inzwischen die Übernahme neu eingebrachter Nahrung durch die Sammelapparate wiederholt (Phase 2), hermetisch abgeschlossen. Dieser Abschluss wurde hauptsächlich durch die gleichzeitig mit dem Vorwärtsgleiten des Labiums erfolgte Entspannung der Hypopharynxmuskeln erzielt, wodurch sich der Hypopharynxboden wieder streckte und sich sein Polster hob, so dass sich letzteres eng an das Borstenfeld des Epipharynx und in die davor gelegene Furche schmiegte. Der seitliche Abschluss wird durch die laterale Beborstung des Hypopharynx und vor allem durch das subbasale Kammorgan der Mandibeln bewirkt. Dieses streicht nämlich mit seinen dorsal gelegenen Borsten beim Schliessen der Mandibeln von vorn nach hinten über die Seitenteile des epipharyngealen Borstenfeldes, greift dadurch wie ein Kamm in die nach vorn gerichteten Borsten und richtet sie auf, so mit ihnen gemeinsam eine sichere Abdichtung erzielend.—Bei der neuerlichen Erweiterung des Mahlraumes durch Oeffnen der Mandibeln und Maxillen, Heben des Clypeolabiums und Zurückziehen des Labiums zwecks Ansaugens frischen Nahrungsbreies in den Mahlraum (Phase 3) bzw. Einholens neuer Nahrung (Phase 1) gleitet das kompakte Klümpchen der soeben aufbereiteten Nahrung vom Pressapparat in die Oralhöhle. Hier bleibt es meist so lange liegen, bis sich mehrere solcher Klümpchen angesammelt haben. Ihr weiteres Schicksal soll im nächsten Kapitel bei der Behandlung des Verdauungskanales besprochen werden.

So vollzieht sich der Fressakt im Zweitaktrhythmus unter ständiger Wiederholung der vier geschilderten Phasen, wobei in

der Minute normalerweise etwa 70 bis 80mal Nahrung eingeholt wird. Er wird von Zeit zu Zeit unterbrochen, wenn das Tier seine Umgebung abtastet oder die Mundwerkzeuge reinigen muss, deren dichter Borstenbesatz naturgemäss leicht verschmutzt. Diese Reinigung erfolgt durch Umkehrung der Fressbewegungen. Beim Fressakt werden bedeutende Nahrungsmengen aufgenommen. Es ist das aus zweierlei Gründen verständlich: Einerseits, weil die Larven ziemlich gross und sehr lebhaft sind und daher auch ein grosses Nahrungsbedürfnis haben; andererseits, weil die Art des Nahrungserwerbes, nämlich das wahllose Einsammeln von Sinkstoffen, deren Nährwert an sich nur gering ist und die im Fliesswasser (Quellgerinnen!) nur verhältnismässig wenige hochwertige Partikel (lebende Algen, organischen Detritus) enthalten, eine grosse Nahrungsmenge bedingt. Wir finden daher auch bei keiner anderen Käferlarve des gleichen Biotops (Helminen, Eubriinen), die wesentlich träger sind und sich die Nahrung (Algen) aus den Sinkstoffen bzw. dem Aufwuchs auswählen, derart kompliziert gebaute und funktionierende Mundwerkzeuge, die ausschliesslich eine Eigenart der Helodidenlarven sind.

5. Morphologie und Funktion des Verdauungskanales

An die Oralhöhle schliesst sich durch Vermittlung eines Engpasses der kurze, mit flachen Cuticularzähnnchen ausgekleidete *Pharynx*. Dieser besitzt in seinem Anfangsteil unmittelbar hinter dem Suspensorium des Hypopharynx jederseits dorsoventral eine grosse, zweiteilige, faltenartige Ausstülpung, an deren Eingang sich ein vorragender Cuticularzahn befindet. An der verdickten Hinterwand dieser Pharynxfalte greifen zwei Paare sehr kräftiger, übereinander gelegener Dilatoren an (fig. 5, 8, 9, 1Dil₁, 1Dil₂), die sich von hier, schräg nach hinten ansteigend, zur Frons begeben, wo sie sich mit breiter Basis ansetzen. Fünf Paare dünner, dorsoventral verlaufender Dilatoren sind von der Mitte der Frons zur Dorsalwand des Pharynx ausgespannt (fig. 5, 8, 9, dDil).

Durch gleichzeitige Kontraktion aller dieser Dilatoren wird der Pharynx plötzlich sehr stark erweitert. Er und besonders seine faltenartigen Ausstülpungen wirken hierdurch als kräftige

Saugpumpe, deren Sog die in der Oralhöhle aufgespeicherten und inzwischen zu einer kurzen Wurst aneinandergereihten Klümpchen der aufbereiteten Nahrung ruckartig in den Pharynx und von hier gleich weiter in den Oesophagus befördert. Dieser Schluckakt wiederholt sich in grösseren, je nach Bedarf verschiedenen langen Zeitabständen. Sein Rhythmus ist jedenfalls von demjenigen des Fressaktes weitgehend unabhängig und wesentlich langsamer.

Der sich an den Pharynx anschliessende *Oesophagus* ist ein ziemlich langes, dünnes, durch entsprechende kräftige Längsmuskelzüge in 6 Längsfalten gelegtes Rohr, das in seinem Anfangsteil eine ventrale Ausstülpung aufweist. Er senkt sich am Ende mit einer kurzen, muskulösen *Valvula cardiaca* sphinkterartig in den Mitteldarm. Ein besonders differenzierter Kaumagen fehlt vollständig. Ein solcher erscheint auch überflüssig, da die kompliziert gebauten Mundwerkzeuge bereits eine ausreichende Aufbereitung der durch sie eingebrachten Feinnahrung gewährleisten.

Die aus dem Pharynx kommende Nahrungswurst passiert auch den Oesophagus rasch. Der ihr von der Pharynxpumpe verliehene Antrieb wirkt wohl auch hier noch nach und wird durch die Eigenmuskulatur des Oesophagus verstärkt, so dass die Nahrung ohne Aufenthalt in den Mitteldarm gelangt.

Der *Mitteldarm* erstreckt sich als sehr weithumiges, fast gerades Rohr vom Mesothorax bis zum Ende des 6. bzw. 7. Abdominalsegmentes. Er ist stets prall mit kompakten Nahrungsmassen gefüllt, die in seinem Anfangsteil noch deutlich ihre Zusammensetzung aus einzelnen Klümpchen erkennen lassen, weiter nach hinten zu mit fortschreitender Wirkung der Verdauung aber allmählich eine homogene, feinkörnige Struktur annehmen. Die Verdauung ist sehr lebhaft, so dass die Nahrung auch den Mitteldarm ziemlich rasch passiert. Infolge der Zusammensetzung der Nahrung aus grösstenteils unverdaulichen (meist mineralischen) Sinkstoffen kann sie nur zu einem geringen Teile ausgenutzt werden. Ihre Hauptmasse verlässt den Mitteldarm unverdaut.

An der Grenze von Mittel- und Enddarm münden 7 gleichlange, dünne Malpighische Gefässe (*Scirtes* besitzt nach Keber 2 lange und 4 kurze Schläuche). Der *Enddarm* selbst bildet bei

jungen Larven die gerade Fortsetzung des Mitteldarmes. Bei älteren Larven setzt er sich in s-förmiger Schleife an den terminal nach vorn umgebogenen Mitteldarm an. Er enthält die sich in ihm bereits zu kurzen, gedrunenen Würstchen formenden verarbeiteten Nahrungsreste und schliesst mit einem kurzen Rektum ab. Dieses mündet mit dem After in einen geräumigen, im rudimentären 9. Segment gelegenen Kloakalraum, der auch das aus seiner Dorsalwand hervorgegangene, vorstreckbare Branchialorgan in der Ruhe beherbergt. Zur Defäkation wird die Kloakaltasche unter leichtem Senken des halbmondförmigen Endsternits (Analklappe) ausgestülpt, so dass nun der Anus ventral vom Branchialorgan freiliegt (vergl. fig. 16 b). Das Ausstossen der kompakten, gedrunen-wurstförmigen Exkremente kann daher nur bei ausgetretenem Branchialorgan erfolgen. Gemäss den aufgenommenen Nahrungsmengen sind auch Häufigkeit der Defäkation und Menge der Exkremente beträchtlich.

6. Morphologie des Tracheensystems

Das Tracheensystem öffnet sich bei sämtlichen Larvenstadien nur mit einem einzigen, nahe dem Körperende befindlichen Stigmenpaar nach aussen. Weitere Stigmen sind nicht einmal mehr in der Anlage nachweisbar. Die Larven sind also metapneustisch und, da auch ein Branchialorgan vorhanden ist, als metabranchiopneustisch zu bezeichnen.

Das *Stigmenpaar* (fig. 11) liegt am Ende des 8. Abdominalsegmentes jederseits unter dem Hinterrande von dessen gerade abgestutztem Tergit. Es besitzt einen grossen, quergestellten, trichterförmigen, innen mit einem feinen, gefelderten Mikrochätentoment ausgekleideten weichhäutigen Stigmenmund, dessen Ventralwand in die lange, tief oralwärts eingestülpte Intersegmentalhaut zwischen dem 8. und dem rudimentären, fast zur Gänze einziehbaren 9. Segment übergeht. Letztere ist an ihrer dorsalen Faltenwand durch ein paariges, dreieckiges Sklerit versteift, das lateral einen weichhäutigen, geringelten Kegel trägt und wahrscheinlich als Rest der Cercoide aufzufassen ist. An der Basis des häutigen Kegels ist der Lateralzipfel des Stigmenmundes fixiert. Bei eingezogenen 9. Segment liegt die Oeffnung des Stig-

menmundes schräg medioventralwärts gekehrt und wird durch das Dreiecksklerit sowie den häutigen Kegel von unten her zu einem Spalt verengt und durch Hautwülste gänzlich verschlossen. Tritt das 9. Segment jedoch, durch Blutdruck getrieben, hervor, so wird der Stigmenmund durch das ebenfalls austretende und sich hierbei etwas lateralwärts drehende Dreiecksklerit in seiner ganzen

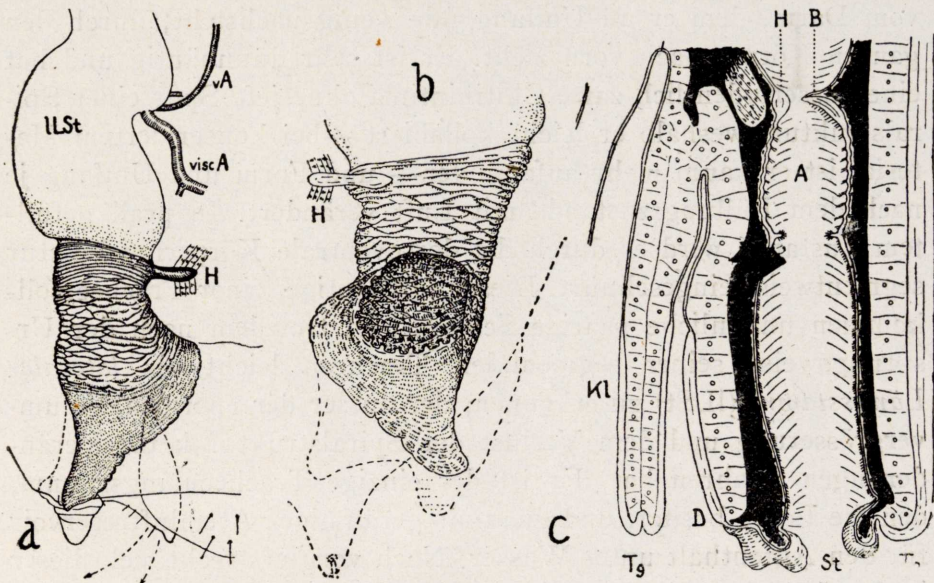


Fig. 11.—Linkes Stigma, *a* in Dorsalansicht, *b* in Ventralansicht, *c* im Längsschnitt. A = Atrium, B = Verschlussbügel, D = Dreiecksklerit, H = Verschlusshebel, Kl = Kloakalraum, lLSt = lateraler Längsstamm, St = Stigmenmund, T₈, T₉ = 8. und 9. Tergit, vA = Ventralast, viscA = Visceralast.

Breite unmittelbar an den Rand des 8. Tergits geführt und schliesslich durch ventrales Abspreizen des 9. Segmentes vollends geöffnet.

Am Grunde des tiefen Stigmenmundtrichters liegt der fast kreisförmige Eingang zum weiträumigen Atrium (A), der von bewimperten Zäpfchen (Reusenzäpfchen) umstellt ist. Das röhrenförmige, in der Längsachse etwas dehnbare Atrium selbst ist durch Spiralfäden versteift, die ihrerseits einen feinen Wimperbesatz haben. Die Spiralstruktur ist jedoch besonders im distalen Teile des Atriums weitgehend aufgelöst und bildet dort eine unregelmässige, polygonale Fälderung. Am proximalen Ende springt von der Dorsalseite her eine Chitinleiste tief in das Lu-

men des Atriums vor. Es ist dies der Verschlussbügel (B) des Stigmas, gegen den der medioventral gelegene Verschlusshebel (H) durch Muskelzug bewegt werden kann. Auf diese Weise kann ein wirksamer Verschluss des Atriums gegen das Tracheensystem erzielt werden.

Unmittelbar hinter dem Verschlussapparat setzt am Atrium ein ausserordentlich weitleumiger Schlauch an, der sich jederseits vom Darm, dem er an Umfang nur wenig nachsteht, durch den ganzen Körper nach vorn zieht. Er ist sehr dünnhäutig und hat eine ausserordentlich zarte Chitinintima ohne jeke Spur einer Spiralstruktur, weshalb er leicht kollabiert — bei konserviertem Material ist er kaum mehr aufzufinden — und Form und Umfang je nach dem Füllungszustande mit Luft verändert. In prall gefülltem Zustande wird er durch die dorsoventrale Körpermuskulatur segmentweise eingeschnürt. Dieser zarthäutige, einer Trachee vollkommen unähnliche paarige Schlauch ist trotzdem nach der Ursprungsweise seiner segmentalen Tracheen leicht als *lateralen Längsstamm* (ILSt) zu erkennen, der ausser der enormen Volumvergrösserung und dem Verlust der Spiralstruktur keine Veränderungen erfahren hat. Er ist der einzige Tracheenlängsstamm, den die Larve besitzt, und dient als geräumiges Atemluftreservoir für den Aufenthalt unter Wasser. Nach vorn erstreckt sich dieser Luftsack bis an die Grenze von Pro- und Mesothorax. Hier entsendet er einen lateralen Blindsack bis nahe zum Vorderrande des Prothorax, während aus seinem Oralstumpf ein dünner Schlauch hervorgeht, der sich schräg mediooralwärts und etwas nach oben zu einer herzförmigen, ebenfalls noch zarthäutigen und strukturlosen, unpaarigen, dorsal vom Oesophagus gelegenen Medianblase (fig. 12, MB) wendet, in die er von hinten her eintritt. Durch Vermittlung dieser Medianblase steht er mit dem Längsstamm der Gegenseite in Verbindung.

Aus der Dorsalseite der Medianblase geht ein paariger, kurzer, distal etwas keulenförmig verdickter Tracheenstamm hervor, der nun bereits eine, allerdings ziemlich zarte, Spiralstruktur hat. Seinem keulenförmig verdickten Ende entspringen noch im Prothorax der dorsale und der ventrale *Kopfstamm*. Ersterer (fig. 12, dKSt) ist wesentlich dünner und verläuft in der dorsalen Kopfhälfte in weit nach aussen geschwungenem Bogen bis zum Vorderrande der Kopfkapsel, wo er sich medianwärts wendet und

mit dem der Gegenseite durch eine dünne Queranastomose in Verbindung tritt. In seinem Verlaufe gibt er der Reihe nach Aeste zur Versorgung der Fühler, Augen, des Labrums und Epipharynx ab. Der bedeutend dickere ventrale Kopfstamm (vKSt) teilt sich bald nach seinem Eintritt in den Kopf in die Mandibular-, Maxillar- und Labialtrachee, welche letztere ihrerseits einen be-

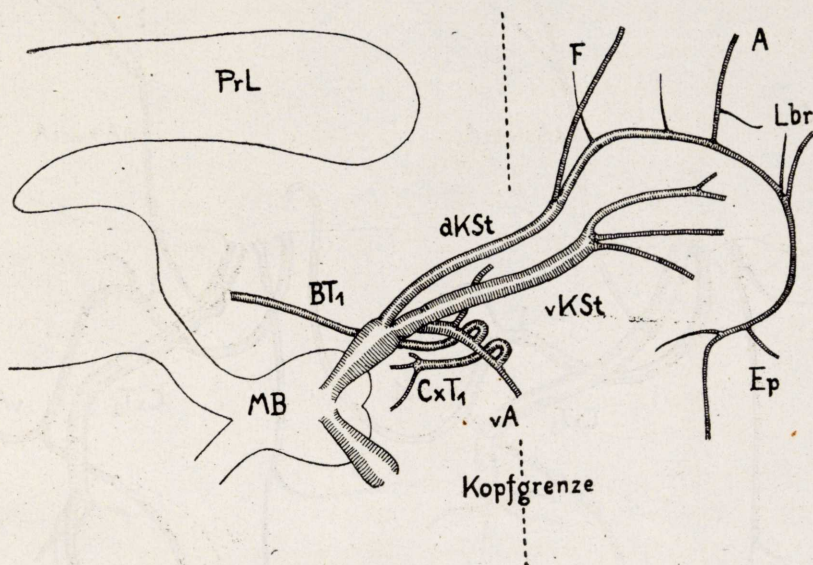


Fig. 12.—Tracheensystem des Prothorax und Kopfes. A = Augentrachee, BT₁ = Trachee des 1. Beinpaares, CxT₁ = Trachee der Vordercoxa, dKSt = dorsaler Kopfstamm, Ep = Epipharyngealtrachee, F = Fühlertrachee, Lbr = Trachee des Labrums, MB = Medianblase, PrL = Prothorakallappen des lateralen Längsstammes, vA = Ventralast, vKSt = ventraler Kopfstamm.

sonderen Zweig zum Hypopharynx entsendet. Nahe seiner Basis entspringt aus dem ventralen Kopfstamm ein kräftiger *Ventralast* (vA), der schon nach kurzem Verlaufe die beiden Tracheen für das 1. Beinpaar —Coxal- und eigentliche Beintrachee— abzweigt. Der weiter laufende Ventralast bildet eine prothorakale Ventralkommissur.

Meso- und Metathorax stimmen in ihrem Tracheensystem weitgehend überein (fig. 13). Hier wie auch im Abdomen entspringen die einzelnen Tracheenäste, die von ihrer Basis an mit einem Spiralfaden ausgestattet sind, getrennt aus dem strukturlosen lateralen Luftsack (lateralen Längsstamm). Um einen elastischen

Übergang zur Membran des Luftsackes zu vermitteln, sind die ersten Windungen ihrer Spirastruktur sehr zart und teilweise aufgelöst, so dass die Basen der Tracheenäste bei schwach gefülltem Luftsack einen deutlichen Mündungstrichter bilden, wo-

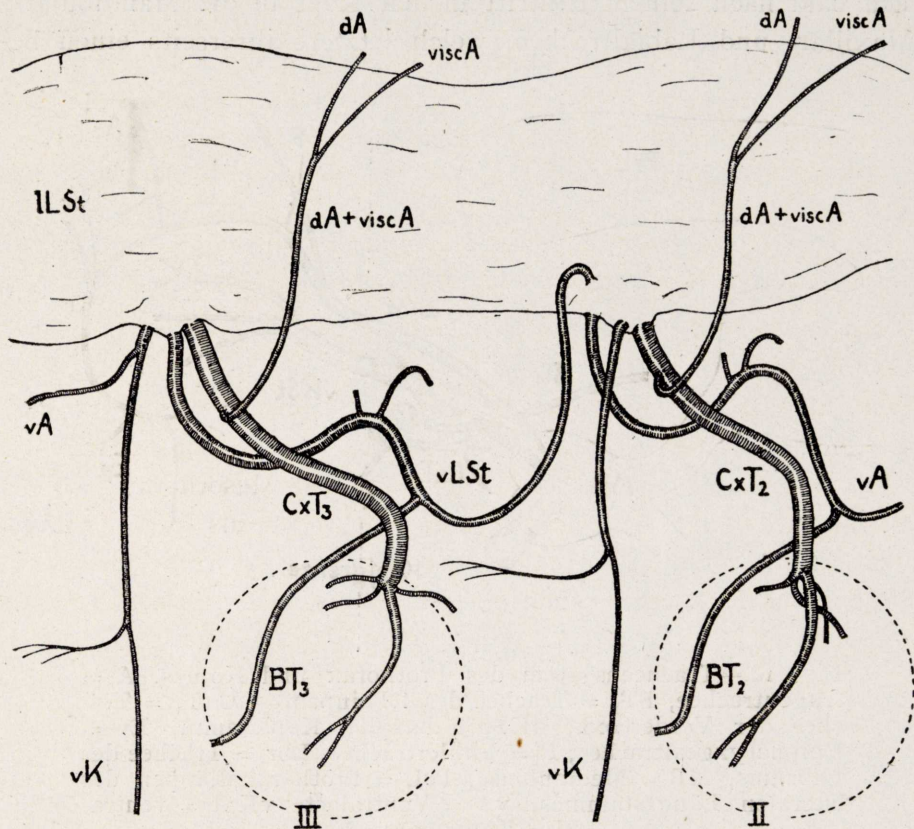


Fig. 13.—Tracheensystem des Meso- und Metathorax. BT_2 , BT_3 = Trachee des 2. und 3. Beinpaars, CxT_2 , CxT_3 = Trachee der Mittel- und Hintercoxa, dA = Dorsalast, viscA = Visceralast, ILSt = lateraler Längsstamm, vA = Ventralast, vK = Ventralkommissur, vLSt = ventraler Längsstamm, II, III = Bereich des Meso- und Metathorax.

gegen sie bei prall gefüllten Luftsäcken durch die nunmehr auseinandergezerrten Anfangswindungen ihres Spiralfadens wie von einer federnden Scheibe umgeben werden.—Die stärkste Trachee, die in beiden Segmenten direkt aus dem lateralen Luftsack entspringt, ist die *Coxaltrachee* (CxT_2 , CxT_3), welche die Coxalmuskulatur der Mittel- bzw. Hinterbeine zu versorgen hat. Nicht weit von ihrer Ursprungsstelle geht eine dünne Trachee von ihr

ab, die sich dorsalwärts wendet und einen Ast zum Darm, einen anderen zur tergalen Muskulatur entsendet. Es handelt sich bei ihr also um den eine weite Strecke hindurch vereinigten *Visceral-* bzw. *Dorsalast* (visc.A, dA). Dieser Ursprung des Visceral- und Dorsalastes aus der Coxaltrachee ist ungewöhnlich, aber wohl aus der starken Modifikation, die das ganze Tracheensystem erfahren hat, zu erklären. Unmittelbar hinter der Coxaltrachee entspringt aus dem lateralen Luftsack als nächststärkste Trachee der sich oralwärts wendende *Ventralast*, der in beiden Segmenten die Bein-trachee (BT₂, BT₃) abzweigt. Im Metathorax wendet sich sein zweiter Gabelast nach vorn und mündet schliesslich bei der mesothorakalen Tracheengruppe als deren kaudalwärtiger Ventralast wieder in den lateralen Längsstamm. Er bildet hier also, was sonst in keinem Segmente der Fall ist, einen *ventralen Längsstamm* (vLSt). Als letzte und schwächste Trachee entspringt aus dem lateralen Längsstamm die lange *Ventralkommissur* (vK), die an der Brustwand einen Zweig nach hinten abgibt und sich dann mit der der Gegenseite verbindet. Im Mesothorax, wo der sich kaudalwärts wendende Ventralast direkt aus dem Luftsack hervorgeht, bleibt sie einfach; im Metathorax hingegen zweigt sie bald nach ihrem Ursprunge den hinteren *Ventralast* (vA) ab, der frei im Gewebe endet. Wir können also im Mesothorax vier, im Metathorax aber nur drei Tracheenursprünge am lateralen Längsstamm feststellen.

Im Abdomen liegen die Verhältnisse naturgemäss viel einfacher. Hier entspringen normalerweise in jedem der 7 ersten Segmente drei Tracheenäste aus dem lateralen Luftsack (fig. 14): Aus seiner Ventralseite geht der *Ventralast* (vA) hervor, der sich schon an seiner Wurzel in den eigentlichen Ventralast und die *Ventralkommissur* (vK) spaltet; letztere entsendet einen kurzen Zweig nach hinten und einen längeren nach vorn an die Bauchwand bzw. an die Unterseite des Darmes und verbindet sich dann mit derjenigen der Gegenseite. Aus der Medialwandung des Luftsackes entspringt der oralwärts zum Darm ziehende *Visceralast* (viscA) und aus der Dorsalwandung der zum Rücken strebende, stark verzweigte *Dorsalast* (dA). Auch das 1. Segment macht diesbezüglich keine Ausnahme; es entsendet nämlich keine Trachee zum hinteren Beinpaar, welches abnorme Verhalten wohl durch das Fehlen eines entsprechenden Stigmenpaares zu erklären ist.

Das Fehlen von Stigmen und die Abänderung des lateralen Längsstammes zu einem einheitlichen Luftsack sind wohl auch dafür verantwortlich zu machen, dass die segmentale Anordnung der Tracheenursprünge nicht immer ganz streng eingehalten wird. So

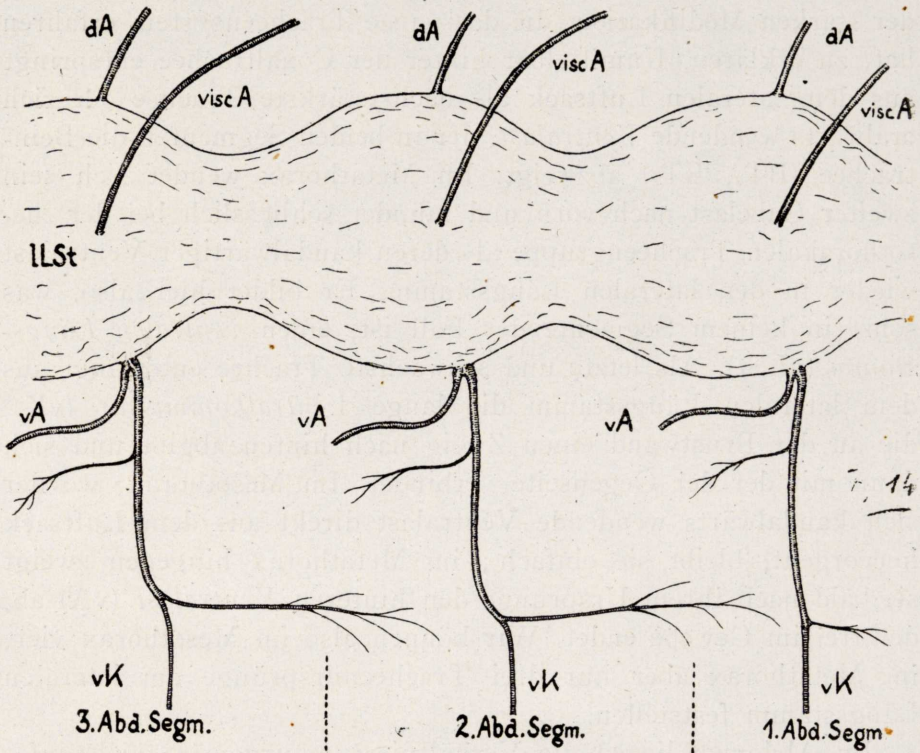


Fig. 14.—Tracheensystem der ersten 3 Abdominalsegmente. dA = Dorsalast, ILSt = lateraler Längsstamm, vA = Ventralast, viscA = Visceralast, vK = Ventralkommissur.

kommt es, dass häufig nur 6 Ventralkommissuren im Abdomen vorhanden sind.

Im 8. Abdominalsegment sind die Verhältnisse durch die Tracheenversorgung des Branchialorganes modifiziert. Hier entspringt nahe der Basis des Stigmenatriums aus dem Hinterende des lateralen Luftschlauches eine sehr kräftige Trachee, die sich medioventralwärts zum Branchialorgan wendet und in die beiden lateralen sowie in den medianen Schlauch desselben je einen Zweig entsendet (vergl. fig. 15 b, BrT). Sie steht mit der entsprechenden Trachee der Gegenseite nicht in Verbindung. In den Mittel-

schlauch des Branchialorgans treten also zwei Tracheen ein. Diese Branchialtrachee, die übrigens nahe ihrer Basis auch einen Zweig an die Wandung der Kloakaltasche abgibt, ist offenbar mit dem Visceralast (vergl. fig. 11 a, viscA) zu homologisieren, da sie ja wie dieser an den Darm herantritt bzw. in dessen Endabschnitt eindringt. Nahe der Basis der Branchialtrachee entspringt aus dem Luftsack weiters eine sehr lange, dünne Trachee, die sich oralwärts über drei Segmente erstreckt und sich dann medialwärts an der Bauchwand und an den Seiten des Darmes verästelt. Sie entspricht also wahrscheinlich dem oralen Zweig des Ventralastes (vA), der hier infolge des Fehlens einer Ventralkommissur selbständig entspringt und eine besondere Länge erreicht. Schliesslich geht aus dem lateralen Längsstamm an gleicher Stelle noch eine dritte dünne Trachee hervor, welche die Muskulatur der Endsegmente versorgt und daher möglicherweise dem ventral verlagerten Dorsalast gleichzusetzen ist.

Die Spiralstruktur der meisten Tracheen ist übrigens nicht sehr regelmässig, wenig dicht und ungewöhnlich zart. Sie verliert sich in den dünnen Tracheenzweigen oft gänzlich, so dass deren Verlauf nur schwer festzustellen ist. Es herrscht also auch hier eine gewisse Tendenz zur Auflösung der Spiralstruktur, wie sie beim lateralen Längsstamm zu deren vollständigem Schwunde geführt hat.

Vergleicht man das Tracheensystem der Helodidenlarven mit demjenigen der in denselben Gewässern lebenden Helminidenlarven (Beier, 1948), so lassen sich folgende grundlegende Unterschiede feststellen: 1.) Die lebhaften, im seichten Uferwasser lebenden *Helodes*larven sind metapneustisch, haben zeitlebens ein offenes, funktionsfähiges Stigmenpaar, sind Luftatmer und benützen, wie später noch dargelegt werden soll, ihr Branchialorgan nur als Hilfsorgan bei der Atmung. Die trägen, auch in tieferem Wasser lebenden Helminidenlarven hingegen haben bis zum vorletzten Stadium geschlossene, funktionsunfähige Stigmen und sind branchiopneustisch; erst ihr letztes Larvenstadium hat funktionsfähige Stigmen, die aber während des Larvenlebens kaum je benützt werden. 2.) Der Tracheenhauptstamm ist bei den Helodiden der laterale Längsstamm, der seine Spiralstruktur verloren und sich durch enorme Erweiterung zu einem gewaltigen Luftsack entwickelt hat; er ist zugleich der einzige vorhandene Längs-

stamm. Bei den Helminen ist es hingegen der dorsale Längsstamm, demgegenüber der zwar ebenfalls vollständig vorhandene, aber sehr dünne laterale Längsstamm in seiner Entwicklung vollständig zurücktritt; als Atemluftreservoir dienen hier den Larven des letzten Stadiums zahlreiche Tracheenblasen, die Erweiterungen der Visceraläste darstellen und wie diese eine Spiralstruktur haben.—Bei der Anpassung an das Wasserleben —die Larven beider Familien sind sekundäre Wasserbewohner— sind also die beiden Larventypen verschiedene Wege gegangen und haben die ursprünglich wohl in gleicher Weise vorhandenen Elemente ihres Tracheensystems zur Ausgestaltung sehr verschiedener Systeme benützt, wie etwa zwei Baumeister mit den gleichen Materialien und bei annähernd der gleichen Zweckbestimmung doch verschiedene Häusertypen errichten.

7. Morphologie des Branchialorganes

Wie schon erwähnt, besitzen die Larven am Körperende ein Branchialorgan (fig. 15). Dieses besteht aus 5 fingerförmigen, aus gemeinsamer Basis entspringenden unverzweigten und vorstreckbaren Schläuchen (Tracheenkiemen). Es ist eine Ausstülpung der dorsalen Kloakalwandung und liegt daher im 9. Abdominalsegment in einer taschenartigen Hautfalte geborgen. Vorgestreckt wird es durch Blutdruck, wobei das ganze 9. Segment, das sonst grösstenteils im 8. Segment versenkt ist, hervortritt und sich 8. und 9. Sternit leicht öffnen. In vollständig vorgestrecktem Zustande sind die ganzen Kiemenschläuche samt einem Teil ihrer gemeinsamen Basis sichtbar. Das Organ besitzt in diesem Zustande eine gewisse Eigenbeweglichkeit und kann in eng gesteckten Grenzen horizontal im Bogen bewegt werden. Diese Bewegung wird durch einen an seiner Basis angreifenden und von hier dorsalwärts zum Hinterrande des 8. Tergits ziehenden paarigen Muskel (fig. 16, RM) ermöglicht. Letzterer ist zugleich der Retraktormuskel, der durch seine Kontraktion das ganze Branchialorgan ruckartig wieder in das 9. Segment zurückziehen kann. Auch das Einziehen des 9. Segmentes erfolgt durch kräftige, intersegmentale Muskeln. In der Ruhelage (fig. 15 b, 16 a) ist die Basalmembran des Branchialorgans (= Kloakalwandung) gefaltet und ein-

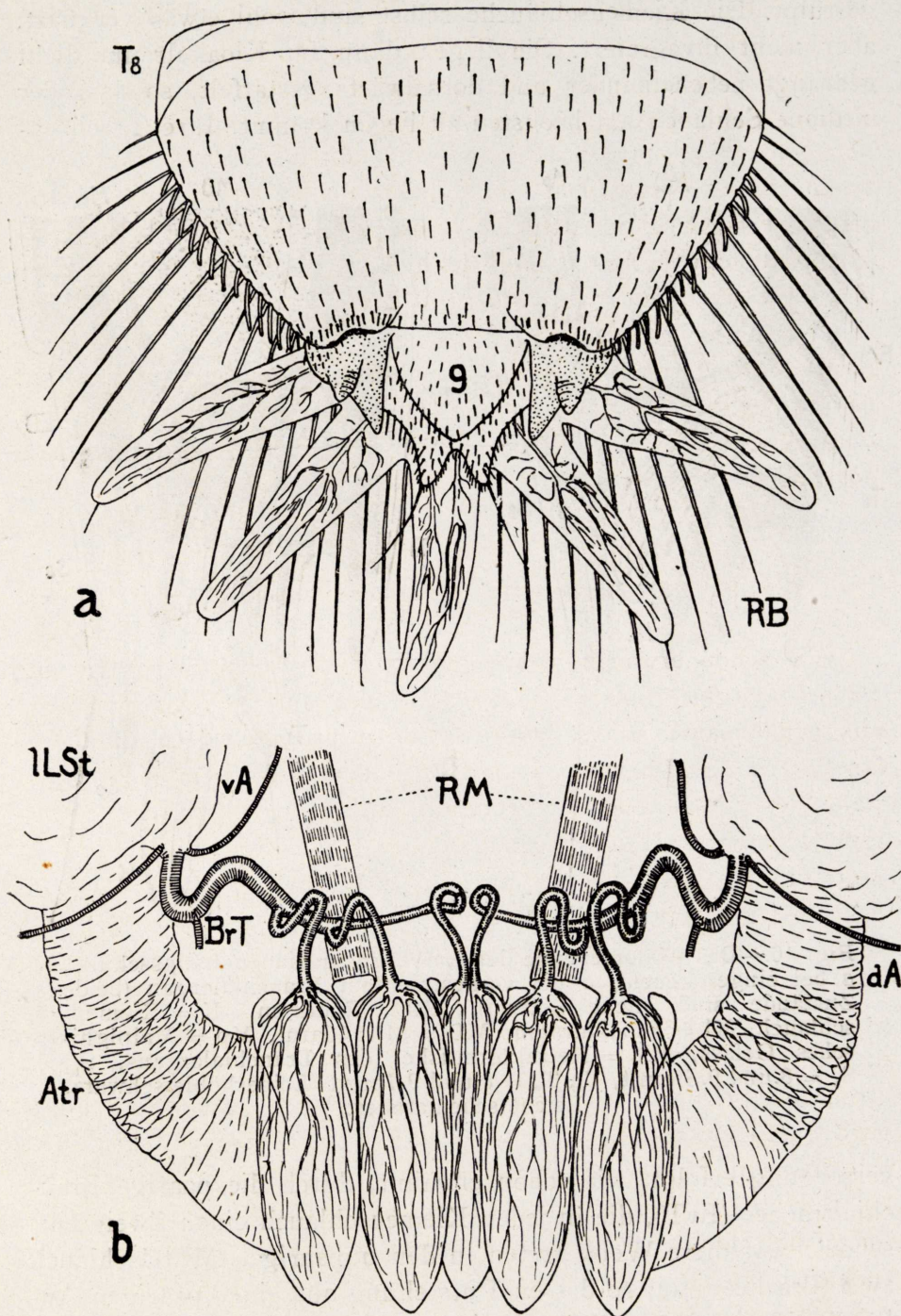


Fig. 15.—a Hinterende der Larve mit ausgestülptem Branchialorgan in Dorsalansicht, b das eingezogene Branchialorgan in Ventralansicht. Atr = Atrium der Stigmen, BrT = Branchialtrachee, dA = Dorsalast, lLSt = lateraler Längsstamm, RB = Randborsten des 8. Sternits, RM = Retraktormuskel, vA = Ventralast, T_8 = 8. Abdominaltergit, 9 = 9. Segment.

gestülpt. Die Kiemenschläuche selbst sind wohl etwas verkürzt, aber nicht invaginiert. Sie liegen dann im Kloakalraum dicht gedrängt nebeneinander und dorsalwärts gestaffelt, so dass der mediane Schlauch am höchsten zu liegen kommt. Ihre Tracheen-

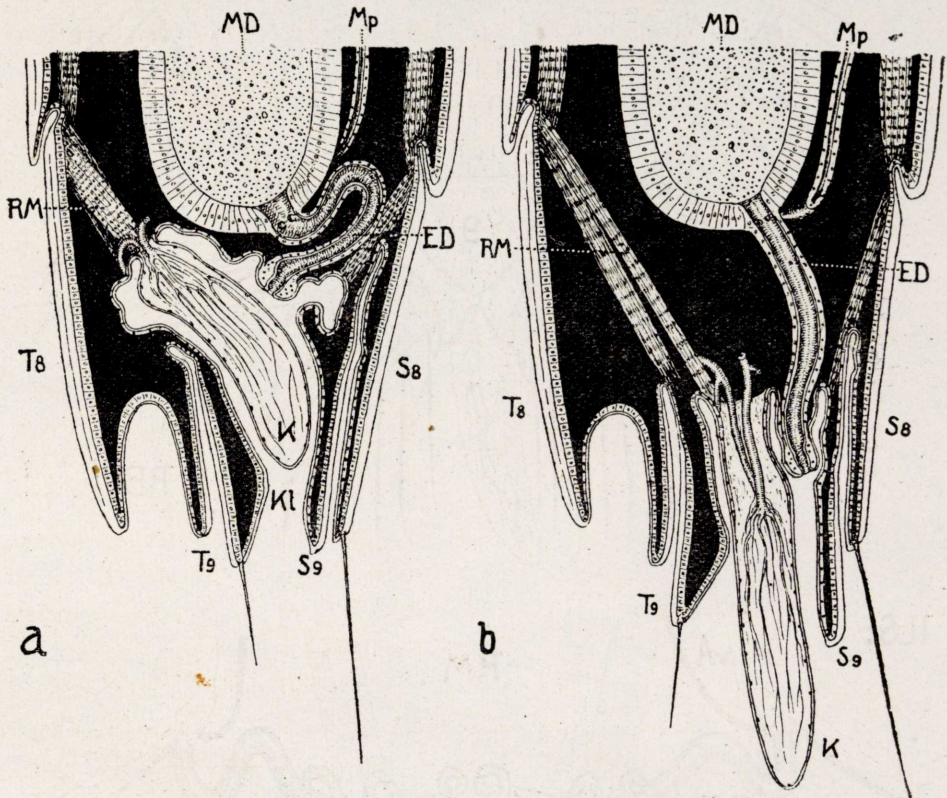


Fig. 16.—Das Abdomenende der Larve im medianen Längsschnitt, *a* bei eingezogenem, *b* bei vorgestrecktem Branchialorgan (beide Zustände sind nicht extrem). ED = Enddarm, K = Kiemenschlauch, Kl = Kloakalraum, MD = Mitteldarm, Mp = Malpighisches Gefäß, RM = Retraktormuskel des Branchialorgans, S₈, S₉ = 8. und 9. Sternit, T₈, T₉ = 8. und 9. Tergit. Leibeshöhle schwarz. Leicht schematisiert.

versorgung erfolgt, wie schon erwähnt, durch die paarige Branchialtrachee (BrT), die in jeden Kiemenschlauch einen Zweig entsendet. Auf diese Weise treten in den unpaarigen Mittelschlauch zwei Tracheen ein, so dessen Entstehung aus einer paarigen Anlage dokumentierend. Diese Tracheen sind durchwegs ziemlich lang und in der Ruhe S-förmig ventralwärts gekrümmt; sie strecken sich beim Austreten des Organes. Mit dem Eintritt der Tra-

cheen in die Kiemenschläuche verschwindet deren Spiralstruktur allmählich. Die Tracheen verästeln sich dann sehr bald zu feinsten Zweigen, die überhaupt keine Spiralstruktur mehr erkennen lassen und sich grösstenteils peripher anordnen. Die Kiemenschläuche selbst sind mit Blut prall gefüllt. Ihrer dünnen, chitinen Wandung sind flache Kerne angelagert.—Das ausgestülpte Organ liegt über den langen Randborsten des 8. Abdominalsternits und wird durch diese, die übrigens bei der Atmung auch noch eine andere wichtige Funktion haben, beim Laufen der Larve über die mit feinen Sinkstoffen bedeckten Steine wie durch einen untergehaltenen Teller vor Verschmutzung bewahrt.

Vergleicht man nun auch das Branchialorgan der Helodiden mit demjenigen der Helminen-Larven (Beier, 1948), so ergeben sich hier, im Gegensatz zum Tracheensystem, weitgehende Übereinstimmungen. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die beiden Larventypen ihr Branchialorgan unabhängig voneinander erworben haben. Trotzdem sind die beiden Organe in ihren morphologisch wichtigsten Zügen, nämlich dem Ursprung aus der dorsalen Kloakalwandung und der Tracheenversorgung, einander fast völlig gleich. Demgegenüber erscheint der Umstand, dass das Branchialorgan der Helodiden aus 5 bzw. 7 (*Scirtes*) einfachen, fingerförmigen Schläuchen besteht, während es sich bei den Helminen in zahlreiche, aus 3 Basen (deren jede einem Fingerschlauch bei *Helodes* analog ist) entspringende dünne Einzelschläuche aufspaltet, als verhältnismässig unwesentlich. Dieser Unterschied ist funktionsbedingt, da die Helodiden als vorwiegende Stigmenatmer ihr Branchialorgan nur als Hilfsorgan benötigen, die Helminen aber auf es als ausschliessliches Atmungsorgan angewiesen sind, so dass hier dessen Oberflächenvergrößerung unbedingt notwendig erscheint. Es ist dies ein schönes Beispiel für die Gestaltungskraft der Umwelt und die Reaktionsfähigkeit der Organismen, die wohl auf uralten latenten Erbanlagen beruht.

8. Funktion der Atmungsorgane

Die Larven aller Stadien sind zur Atmung auf atmosphärische Luft angewiesen. Sie müssen daher in gewissen Zeitabständen zur Wasseroberfläche kommen und Luft aufnehmen. Da sie

schwimmunfähig sind, laufen sie zu diesem Zwecke auf die Oberseite der im seichten Uferwasser liegenden Steine, bis sie mit ihrem Hinterende die Wasseroberfläche erreichen können. Sie nützen aber auch häufig die an den Seitenflächen der rauhen Steine oder an deren Unterseite hängen gebliebenen bzw. sich dort ansammelnden grösseren Luftblasen zur Atmung aus.

Die Erneuerung des Luftvorrates geschieht nun auf folgende Weise: Die Larve ertastet mit den beiden langen Sinnesborsten des 9. Abdominalsegmentes die Oberflächenspannung des Wassers, wobei es gleichgültig ist, ob es sich um das Oberflächenhäutchen oder die Grenzschicht zwischen dem Wasser und einer in ihm befindlichen, an dem Stein hängenden Luftblase handelt. Möglicherweise werden bei der Orientierung die Sinnesborsten in ihrer Funktion auch durch das Branchialorgan unterstützt, indem dieses als Chemorezeptor für den durch Diffusion zunehmenden Sauerstoffgehalt der luftnahen Wasserschichten dient. Diese Annahme wird dadurch nahegelegt, dass Larven, die man mit Wasser und einer Luftblase auf einem hohlgeschliffenen Objektträger unter einem Deckglase einschliesst, mit absoluter Sicherheit ihr allseits bewegliches Abdomenende stets der Luftblase zukehren, wenn sie ihren Luftvorrat erneuern wollen.

Sobald nun das Abdomenende die Wasseroberfläche berührt, werden die Endsegmente in einen sehr steilen Winkel zu ihr eingestellt. Die langen, unbenetzbaren (hygrophugalen) Randborsten des 8. Abdominalsternits breiten sich fächerförmig auf der Wasseroberfläche aus und auch vom Hinterrande des 8. Tergits, das durch seine feine Behaarung wie die ganze Körperoberseite unbenetzbar ist, zieht sich das Wasser zurück. Das 9. Segment, in das inzwischen das Branchialorgan eingezogen wurde, klappt ventralwärts und die Cercoide werden seitwärts gedreht. Infolge der Unbenetzbarkeit aller dieser Teile bildet sich ein Trichter in der Wasseroberfläche, aus dem nun die gleichzeitig durch die geschilderten Vorgänge geöffneten Stigmen frei emporragen und mit der Luft direkt in Verbindung treten (fig. 17). Durch mehrmalige, von vorn nach hinten fortschreitende Kontraktion und in umgekehrter Richtung erfolgende Entspannung der Dorsoventralmuskulatur des Abdomen werden jetzt die häutigen lateralen Längsstämme gründlich gelüftet und mit einer ausgiebigen Atemluftreserve gefüllt. Diese Erneuerung des Luftvorrates dauert

meist einige Sekunden, während derer das Tier unbeweglich verharrt. Dann löst es sein Abdomenende wieder von der Wasseroberfläche, indem die Endsegmente schräger gegen diese gestellt werden, das 9. Segment hochklappt und die Cercoide einwärts gedreht werden, wodurch sich die Stigmen schliessen. Nun ist die Larve für 10 bis 15 oder auch 20 Minuten mit Atemluft versorgt und taucht wieder tiefer.

Unmittelbar nach dem Tauchen erscheint an ihrem Hinterende in der Stigmengegend eine Luftblase, die willkürlich vergrößert, verkleinert, gänzlich eingezogen und wieder ausgestossen werden kann. Ihre Regulierung erfolgt durch den Verschlussapparat der Stigmen. Sie steht mit der Atemluft im Tracheensystem in direkter offener Verbindung und vereinigt sich mit dem Bläschen der Gegenseite unter der Hinterrandfalte des 8. Tergits zu einer einheitlichen Blase, die durch die erwähnte Kommunikation mit der Tracheenluft und den unbenetzbaren Haarbesatz des 9. Segmentes festgehalten wird. Allerdings kann sie leicht abgestreift werden, doch wird sie dann durch eine neuerlich austretende Blase ersetzt. Zweifellos hat diese Luftblase eine wichtige Funktion bei der Atmung, indem sie dem Gasaustausche dient und durch Diffusion einerseits Kohlendioxyd und Stickstoff an das umgebende Wasser abgibt und sich so entgiftet, andererseits Sauerstoff aus diesem aufnimmt und sich hierdurch regeneriert (vergl. Beier, 1929 und 1948). Hierbei intensivieren sowohl die Strömung als auch die lebhaften Eigenbewegungen der Larve den Gasaustausch, indem sie die Oberfläche der Luftblase, deren Inhalt überdies von Zeit zu Zeit durch Einziehen und neuerliches Ausstossen erneuert wird, ständig mit frischem Wasser in Berührung bringen. Auf diese Weise wird die Tauchdauer der Larve, deren Sauerstoffbedürfnis infolge ihrer Lebhaftigkeit sehr bedeutend ist, wesentlich verlängert und beträgt schätzungsweise um ein Drittel mehr, als wenn das Tier ausschliesslich auf den Sauerstoffgehalt seiner Atemluftreserve in den umfangreichen Luftsäcken angewiesen wäre.

Die getauchte Larve besitzt ausserdem in ihrem Branchialorgan ein wichtiges ergänzendes Atmungsorgan, das die Tauchdauer ebenfalls verlängert. Sobald nämlich nach der Erneuerung des Luftvorrates das Abdomenende sich von der Wasseroberfläche löst, treten sofort die analen Kiemenschläuche hervor und blei-

ben während des ganzen Aufenthaltes unter Wasser vorgestreckt oder werden höchstens vorübergehend bei Beunruhigung oder Verschmutzung für kurze Zeit eingezogen. Sie werden also nicht, wie Keber und alle anderen Autoren meinten, nur im Notfalle bei Sauerstoffmangel ausgestülpt. Dieser Irrtum ist darauf zurückzuführen, dass bei der getauchten Larve das Branchialorgan

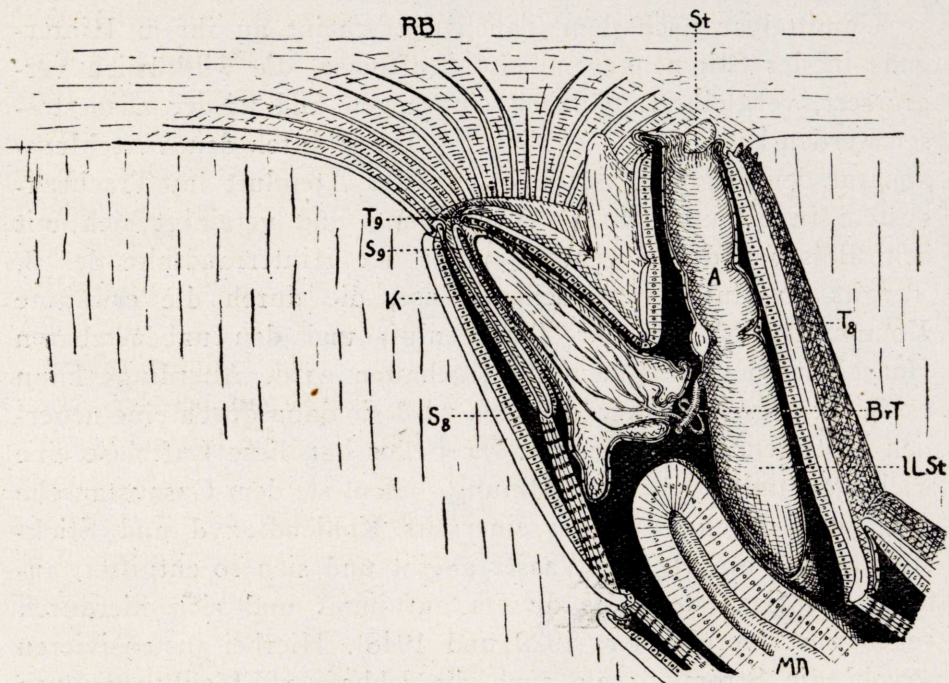


Fig. 17.—Abdomenende der Larve in Atemstellung an der Wasseroberfläche, seitlicher Längsschnitt, schematisiert. A = Atrium, BrT = Branchialtrachee, K = eingezogener Kiemenschlauch, LLSt = lateraler Längsstamm, MD = Mitteldarm, RB = Randborsten des 8. Abdominalsternits, S₈, S₉ = Abdominalsternit, St = Stigma, T₈, T₉ = 8. und 9. Abdominaltergit. Leibeshöhle schwarz.

durch die über ihm liegende abdominale Luftblase meist vollständig verdeckt wird und daher — besonders in durchfallendem Lichte bei mikroskopischer Betrachtung, wenn die Luftblase als glänzende, opake Kugel erscheint — unsichtbar bleibt.

Die Hauptaufgabe des Branchialorganes besteht vermutlich in der Ausscheidung des infolge der intensiven Atmung in reichlicher Menge produzierten Kohlendioxyds, wie das Alsterberg (1934) auch für das Branchialorgan der Syrphidenlarven festge-

stellt hat. Diese Vermutung durch exakte biochemische Experimente mit den bekannten Farbindikatoren zu begründen, erweist sich allerdings hier als unmöglich, weil sich infolge der benachbarten Lage der Stigmenöffnungen und des Branchialorganes die Funktionsweise des letzteren und der abdominalen Luftblase nicht getrennt darstellen lässt. Neben dieser vermuteten Entgiftung der Atemluftreserve und des Blutes nimmt es aber wahrscheinlich auch aktiv Sauerstoff aus dem umgebenden Wasser auf, wie ja auch die analog gebauten Branchialorgane der Helminen-Larven (Beier, 1948) die gesamte Atmung zu bestreiten vermögen. Infolge seiner geringen als Diffusionsfläche zur Verfügung stehenden Oberfläche wird seine Bedeutung als Sauerstoffrezeptor, besonders im Hinblick auf das grosse Sauerstoffbedürfnis der lebhaften Larve, hier natürlich nur von untergeordneter Natur sein, verglichen mit den grossen, in zahlreiche Schläuche aufgeteilten und daher mit einer enormen Oberfläche wirkenden Branchialorganen der trägen, wenig intensiv atmenden Helminen-Larven. Dass es aber trotzdem ein wichtiges Hilfsorgan bei der Unterwasseratmung ist, beweist der Umstand, dass die Larven bei physiologischer Ausschaltung des Branchialorgans bald durch Erstickung zugrunde gehen. Hält man nämlich die an eine Wassertemperatur von etwa 10 bis 16°C gewöhnten Larven in sehr kleinen, nur wenige Kubikzentimeter fassenden, zugedeckten Versuchsgefässen bei Zimmertemperatur (etwa 25°C), so wird das Kohlendioxyd- bzw. Sauerstoffgefälle zwischen Branchialorgan und Wasser bei der durch die Wärme intensivierten Atmung der Tiere bald so gering, dass das Branchialorgan praktisch kaum mehr funktionieren kann. Wird doch nach der van 't'Hoff'schen RGT- (Reaktionsgeschwindigkeit-Temperatur-) Regel der Umsatz (Oxydationsvorgang) in der Zeiteinheit bei einer Temperatursteigerung um 10° ungefähr verdoppelt, so dass auch der Anfall von Kohlendioxyd und Stickstoff entsprechend erhöht und der respiratorische Wert des Sauerstoffes gleichzeitig um die Hälfte herabgesetzt wird. Die Larven zeigen dann, obwohl sie mit ihren Stigmen an der Wasseroberfläche ungehindert atmosphärische Luft aufnehmen können, schon nach wenigen Stunden Unruhe und Erstickungserscheinungen, denen sie schliesslich erliegen. Da die Tiere hierbei jederzeit in der Lage waren, ihr gesteigertes Sauerstoffbedürfnis durch Erneuerung des Luftvorrates in kür-

zeren Zeitabständen auszugleichen, kann ihr Erstickungstod nicht auf Sauerstoffmangel zurückgeführt werden. Er muss vielmehr auf einer Selbstvergiftung des Blutes und der Gewebe durch Behinderung der Kohlendioxydabfuhr durch das Branchialorgan beruhen.

ZUSAMMENFASSUNG

Nach einem kurzen Überblick über das Vorkommen und allgemeine Verhalten wird die bisher noch unbekannte Larve von *Helodes hausmanni* Gredler, eine in den Ostalpen bei Lunz am See häufige Art, beschrieben. Von den Organsystemen werden Mundwerkzeuge, Verdauungskanal und Atmungsorgane eingehend behandelt, weil gerade diese Teile besonders plastisch und durch die Lebensweise charakteristisch modifizierbar sind. Die Mundwerkzeuge erweisen sich als ausserordentlich kompliziert gebaut und sind zum automatischen Einsammeln von feinen Sinkstoffen (Detritus) eingerichtet. Besonders hervorzuheben ist der reich differenzierte Hypopharynx, der wohl innerhalb der gesamten Coleopteren kein Gegenstück findet. Beim Fressakt arbeiten die Mundwerkzeuge mit maschineller Regelmässigkeit im Zweitakt- bzw. Vierphasenrhythmus.—Eigenartig ist auch das Tracheensystem, das sich nur mit einem terminalen Stigmenpaar nach aussen öffnet und dessen laterale Längsstämme zu gewaltigen Luftschläuchen ohne Spiralstruktur modifiziert sind. Ein weiterer Längsstamm ist nicht vorhanden. Als Hilfsorgan bei der Unterwasseratmung dient ein anales Branchialorgan mit unverzweigten Kiemenschläuchen, das vermutlich hauptsächlich die Kohlendioxydabfuhr zu besorgen hat.—Die hier geschilderten Bauverhältnisse sind im Prinzip innerhalb der ganzen Familie gleich und unterliegen nur geringen art- oder gattungsspezifischen Abänderungen, so dass *Helodes hausmanni* als Typus einer Helodiden-Larve betrachtet werden kann.

Literaturverzeichnis

ALSTERBERG, G.

1934. «Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Biologie der limnophilen Syrphidenlarven». *Biol. Zbl. Leipzig*, 54, p. 1-20.

BEIER, M.

1948. «Zur Kenntnis von Körperbau und Lebensweise der Helminen». *Eos, Madrid*, 24, p. 123-211.

BELING, TH.

1882. «Beitrag zur Biologie einiger Käfer aus der Familie der *Dascillidae* und *Parnidae*». *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, 32, p. 435-442.

BENICK, L.

1924. «Zur Biologie der Käferfamilie *Helodidae*». *Mitt. geogr. Ges. Lübeck* (2), 29, p. 47-75.

BENICK, L.

1925. «Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt norddeutscher Quellgebiete». *Ent. Bl. Berlin*, 21, p. 164-173.

BÖVING, A. G. & CRAIGHEAD, F. G.

1931. «An illustrated Synopsis of the Principal Larval Forms of the Order Coleoptera». *Ent. amer. Brooklyn*, 11.

CARPENTER, G. H. & McDOWELL, M. G.

1912. «The Mouthparts of some Beetle Larvae (*Dascillidae* and *Scarabaeidae*) with special reference to the Maxillulae and Hypopharynx». *Quart. J. Micr. Sci. London.*, 57, p. 373-396.

HUBOULT, E.

1927. *Contribution a l'étude des Invertébrés torrenticoles*. Paris.

KARNY, H. H.

1934. *Biologie der Wasserinsekten*. Wien.

KEBER, G.

1943. «Über den Bau und die Funktion der Ernährungsorgane paläarktischer Helodidenlarven und ihre Bedeutung für die Systematik». *Inaug. Diss. Univ. Graz*. (nicht veröffentlicht).

MEIXNER, J.

1936. «Coleoptera». *Kückenthal-Krumbach. Handb. Zool.*, 4/2.

NOWROJEE, B. A.

1912. «Life Histories of Indian Insects. II.—Calcutta Mem. Dept. Agric. Ind.», *Ent. Ser.* 2, Nr. 9, p. 170-191.

PICADO, C.

1912. «La Larve du Genre *Scirtes*». *Bull. Soc. zool. Fr.*, 37, páginas 315-319.

ROLPH, W.

1874. «Beitrag zur Kenntniss einiger Insektenlarven». *Arch. Naturgesch. Berlin*, 40/1, p. 1-40.

SNODGRASS, R. E.

1928. «Morphology and Evolution of the Insect Head and its Appendages». *Smithson. misc. Coll.*, 81, Nr. 3.

SNODGRASS, R. E.

1931. «Evolution of the Insect Head and the Organs of Feeding». *Ann. Rep. Smithson. Inst.*, p. 443-489.

TOURNIER, H.

1868. «Description des Dascillides du Bassin du Léman». *Assoc. Zool. Léman Paris*.

WEBER, H.

1933. *Lehrbuch der Entomologie*. Jena.

WESENBERG-LUND, C.

1915. *Insektlivet i Ferske Vande*. Kopenhagen.